



BAND VI

1918

# ZOOLOGISKA BIDRAG

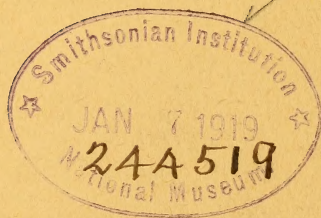
FRÅN UPPSALA

(ZOOLOGISCHE BEITRÄGE AUS UPPSALA)

MED UNDERSTÖD AF R. BÜNSOWS ZOOLOGISKA FOND  
OCH ENSKILDA PERSONER

UTGIFNA AF

A. WIRÉN



UPPSALA & STOCKHOLM

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.  
(I DISTRIBUTION)

BERLIN

R. FRIEDLÄNDER & SOHN  
(IN KOMMISSION)







*Uppsala. Universitet.*

# ZOOLOGISKA BIDRAG

FRÅN UPPSALA

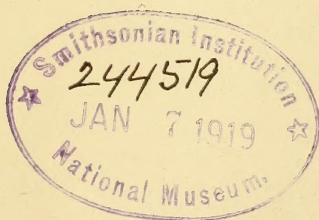
(ZOOLOGISCHE BEITRÄGE AUS UPPSALA)

BAND VI

MED UNDERSTÖD AF R. BÜNSOWS ZOOLOGISKA FOND  
OCH ENSKILDA PERSONER

UTGIFNA AF

A. WIRÉN



UPPSALA & STOCKHOLM

ALMQVIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI A.B.  
(I DISTRIBUTION)

BERLIN

R. FRIEDLÄNDER & SOHN  
(IN KOMMISSION)

TOPOGRAPHY

ALMQUIST

ALMQUIST & WIKSELLS

UPPSALA

ALMQUIST & WIKSELLS

UPPSALA

UPPSALA

UPPSALA

UPPSALA

UPPSALA 1917-18

ALMQUIST & WIKSELLS BOKTRYCKERI-A.-B.

183263



590.5475

bd. 6

1918

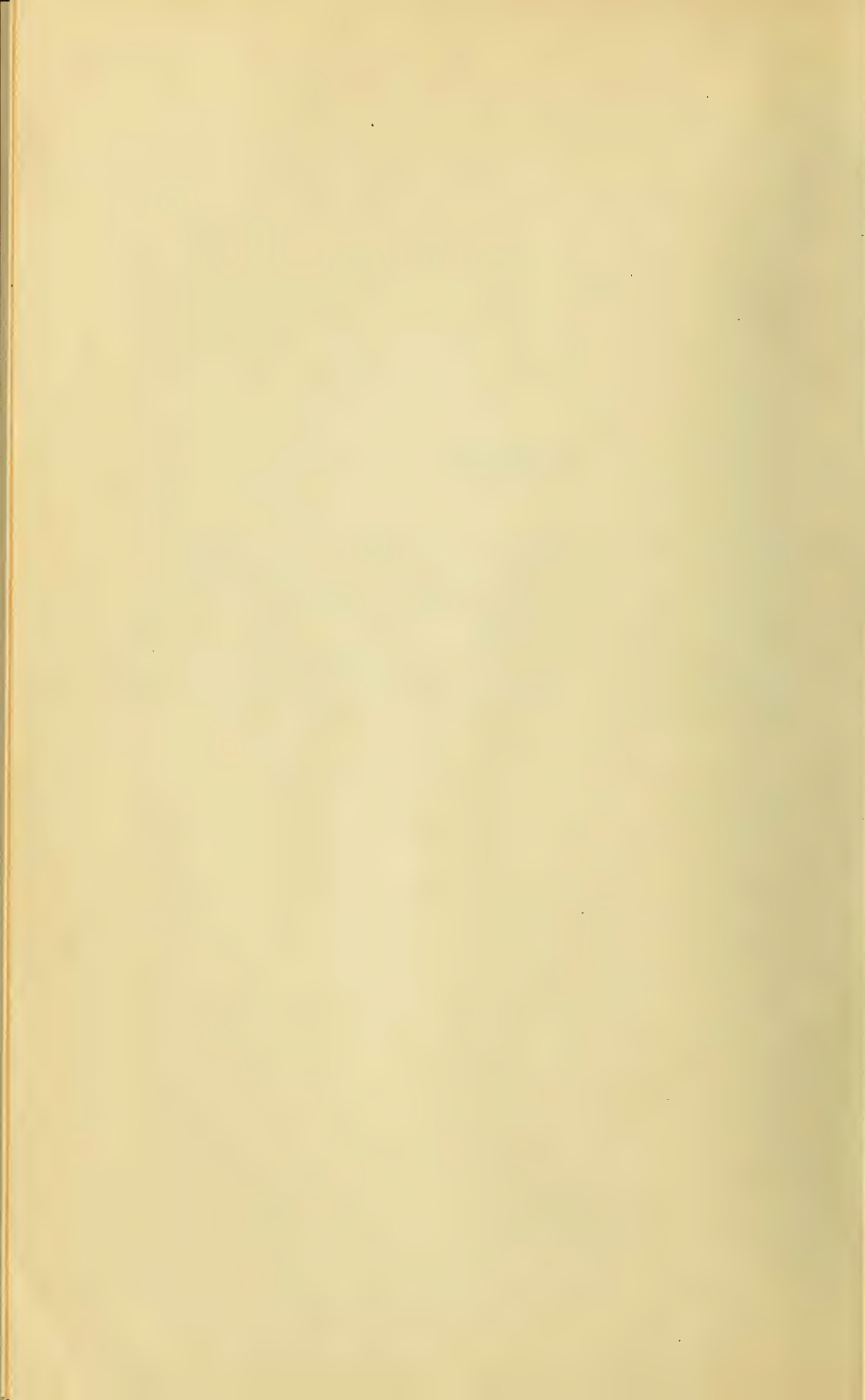
## INNEHÅLL.

(Inhalt.)

---

OSSIAN OLOFSSON: Beitrag zur Kenntniss der Harpacticiden-Familien Ectinosomidæ, Canthocamptidæ (Gen. Marænobiotus) und Tachidiidæ nebst Beschreibungen einiger neuen und wenig bekannten, arktischen Brackwasser- und Süßwasser-Arten. Taf. I—VIII . . . . .	1
EINAR WIRÉN: Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden. Taf. IX—XVI . . . . .	41
OSSIAN OLOFSSON: Studien über die Süßwasserfauna Spitsbergens. Beitrag zur Systematik, Biologie und Tiergeographie der Crustaceen und Rotatorien . . . . .	183

---





Beitrag zur Kenntniss der Harpacticiden-Familien Ectinosomidæ, Canthocamptidæ (Gen. Marænobiotus) und Tachidiidæ nebst Beschreibungen einiger neuen und wenig bekannten, arktischen Brackwasser- und Süßwasser-Arten.

Von

OSSIAN OLOFSSON  
(Uppsala).

Hierzu Tafel I—VIII.<sup>1</sup>

I. Fam. Ectinosomidæ.

1. Historische Übersicht. Abgrenzung der Gattungen  
*Ectinostoma* BOECK und *Bradya* BOECK.

Das Genus *Ectinostoma* wurde für die Art *E. melaniceps* von BOECK (1864) aufgestellt mit kurzweg folgenden Gattungsmerkmalen.

A. 1 kurz, 7-gliedrig.

A. 2 lang, 3-gliedrig. Nebenast 2-gliedrig.

Mp. 1 2-gliedrig. Das zweite Glied mit 1—2 Klauen am Ende.

Mp. 2 lang, 3-gliedrig. Das dritte Glied mit wenigen kleinen Borsten an der Spitze.

P. 1—4 3-gliedrig unter einander gleich.

P. 5. Eine einfache Scheibe.

Im Jahre 1872 beschreibt BOECK zwei neue Arten dieser Gattung. Gleichzeitig macht er einige Berichtigungen der 1864 gegebenen Gattungsmerkmale nämlich folgende:

Mp. 1 nicht 2- sondern 3-gliedrig. Erstes und zweites Glied stark verlängert. Drittes Glied kurz, mit mehreren starken und breiten Dornen bewaffnet.

P. 5 nicht eine einfache Scheibe. Zweigliedrig mit einem deutlich abgesetzten Basalgliede.

Im Jahre 1872 stellt BOECK auch das Genus *Bradya* mit der Art *Bradya typica* auf und gibt für diese folgende Merkmale an:

<sup>1</sup> Die Figuren sind nach von mir ausgeführten Kamerazeichnungen von Frln G. JUNGBERG unter meiner Leitung reingezeichnet.

Körper wie bei *Ectinosoma*.

A. 1 kurz, 7-gliedrig.

A. 2. Nebenast lang, 3-gliedrig.

Mp. 1 sehr stark. Basalglied mit 3 warzenförmigen Abhängen am Innenrande, die mit 3 kurzen Fiederborsten versehen sind. Das zweite Glied lang. Drei kurze, mit Fiederborsten besetzte Endglieder.

P. 1—4 dreigliedrig.

P. 5 klein, 2-gliedrig. Basalglied nach innen nur schwach entwickelt.

Der Unterschied zwischen *Ectinosoma* und *Bradya* besteht also nach BOECK darin, dass bei *Ectinosoma* der Nebenast von A. 2 2-gliedrig ist, während er bei *Bradya* 3-gliedrig und bei *Ectinosoma* Mp. 1 3-gliedrig, mit mehreren starken Dornen versehen, bei *Bradya* aber 5-gliedrig, am Ende mit Fiederborsten ausgestattet ist.

*Ectinosoma*: A. 2. Nebenast 2-gliedrig.

Mp. 1 3-gliedrig, mit Dornen.

*Bradya*: A. 2. Nebenast 3 gliedrig.

Mp. 1 5-gliedrig, mit Fiederborsten.

1872 wird *Ectinosoma melaniceps* BOECK von BRADY aufgenommen, der auch einige Abbildungen dieser Art bringt. Er gibt an, dass P. 5 2-gliedrig ist, was auch BOECK (1872) gleichzeitig hervorhebt.

1873 bringt BRADY in "A monograph of the free and semi-parasitic Copepoda of the British Islands" eine nähere Beschreibung der Gattungen *Ectinosoma* und *Bradya*.<sup>1</sup> Sie werden beide zu derselben Abteilung der Unterfamilie *Longipediinae* geführt und dadurch gekennzeichnet, dass der innere Ast von P. 1 3-gliedrig, der Nebenast von A. 2 2- bis 3-gliedrig ist. Unter einander unterscheiden sie sich dadurch, dass in *Ectinosoma* Mp. 1 2-gliedrig, in *Bradya* aber 5-gliedrig ist.

BRADY gibt für die beiden Gattungen in der ausführlicheren Beschreibung eine Reihe verschiedener Merkmale an.

Wenn man diese ausführlicheren Beschreibungen mit einander vergleicht, erhält man folgende Abweichungen zwischen denselben:

<i>Ectinosoma</i> .	<i>Bradya</i> .
A. 1. 5—7-gliedrig.	7-gliedrig.
A. 2. Nebenast 2—3 gliedrig.	2- »
Mp. 1. 2-gliedrig, mit »terminal claws».	5- » , mit »several long setæ».

Unter diesen Merkmalen muss man die von A. 1 und A. 2 als weniger wichtige Gattungsmerkmale ansehen, weil die Merkmale, die *Bradya* kennzeichnen, auch für *Ectinosoma* zutreffend sind und sich übrigens auf eine einzige Art (*B. typica*) beziehen.

Gegen diese Abgrenzung der Gattungen muss man weiter hervor-

<sup>1</sup> Zu der Gattung *Ectinosoma* rechnet er auch *Microsetella* BRADY u. ROBERTSON.



heben, dass die von BRADY verwendeten Merkmale von den von BOECK bereits gegebenen in mehreren Punkten abweichen. So gibt BOECK (1872) an, dass Mp. 1 bei *Ectinosoma* 3-gliedrig ist, während BRADY nur zwei Glieder in Mp. 1 kennt, obwohl er z. T. dieselben Arten beschreibt. BOECK sagt weiter, dass bei *Ectinosoma* der Nebenast von A. 2 2-gliedrig (nach BRADY 2—3-gliedrig), bei *Bradya* 3-gliedrig (nach BRADY 2-gliedrig) ist.

Die Verschiedenheit gegenüber *Ectinosoma* beruht im letzteren Falle auf den Verhältnissen einiger neuen Arten, die von BRADY zu dieser Gattung geführt werden. Von *Bradya* aber, von welcher sowohl BRADY als BOECK dieselbe Art behandeln (*B. typica* BOECK), sagt BOECK in seiner Beschreibung: "Der Nebenast der niederen Antennen ist . . . deutlich 3-gliedrig" . . . Sowohl SCOTT (1896) als SARS (1904) geben auch hier 3 Glieder an, weshalb die Angabe BRADY's mit Sicherheit auf Übersehen beruht.

Als Unterschied zwischen den beiden Gattungen bleibt also nur übrig, dass bei

*Ectinosoma* — Mp. 1 3-gliedrig (BOECK) oder 2-gliedrig (BRADY), mit Dornen versehen;

*Bradya* — Mp. 1 5-gliedrig, mit Borsten.

1881 beschreibt GIESBRECHT eine neue *Ectinosoma*-Art, *E. gothiceps*. Sie ist durch den Bau von Mp. 1 besonders gekennzeichnet.

Nach der genauen Beschreibung GIESBRECHT's und seinen Abbildungen besteht nämlich Mp. 1 aus 5 Gliedern, aber nicht wie bei *Bradya* aus zwei grossen proximalen und drei sehr kleinen distalen. Bei der Art GIESBRECHT's findet sich zwischen den grossen, ersten und zweiten, Gliedern ein anderes sehr schmales Glied eingeschoben. Die distalen Glieder sind zwei. An der Spitze trägt Mp. 1 "dünne sichelförmige Borsten".

GIESBRECHT sagt nun von dieser Art: "Die Zugehörigkeit der beschriebenen Form zum BOECK'schen Genus *Ectinosoma* ergibt sich beim ersten Blick".

Diese Ansicht muss sehr eigentümlich erscheinen.

Das einzige Merkmal, das dem Genus *Ectinosoma* konstant zukommt, ist nämlich, dass Mp. 1 2-gliedrig (BRADY) oder 3-gliedrig (BOECK) ist.

Betreffs dieses Merkmals unterscheidet sich aber die Art GIESBRECHT's von *Ectinosoma*.

Dass der Bau von Mp. 1 andererseits nicht mit *Bradya* übereinstimmt, geht aus der oben gegebenen Beschreibung hervor.

Diese Beschreibung muss in der Tat als unrichtig betrachtet werden, weil das zweite sehr schmale Glied, das unter den Harpacticiden jedes Seitenstückes entbehrt, nichts anderes als die verdünnte Chitinpartie des Gelenks zwischen den grossen, basalen Gliedern sein kann.

1885 bringt POPPE eine ausführliche Beschreibung, mit Figuren, von

*Ectinosoma curticorne* BOECK. Er gibt hierbei an, dass Mp. 1 aus "zwei ziemlich gleich langen Abschnitten" besteht, fährt aber fort: "Der Endabschnitt trägt . . . am Ende zwei sehr kleine Segmente, von denen das erste zwei sichelförmige, das zweite drei einfache Borsten trägt." Die Figur (Taf. VI, 9) zeigt dies auch.

Mp. 1 wird also bei *E. curticorne* mit *E. gothiceps* (nach GIESBRECHT) übereinstimmen, wenn man die fehlerhafte Angabe in seiner Beschreibung des zweiten Gliedes berichtigt.

Der Bau von Mp. 1 ist also nach den bisher relatierten Angaben:

*Ectinosoma* — Mp. 1 2—3—4-gliedrig, mit Dornen oder sichelförmigen Borsten;

*Bradya* — Mp. 1 5-gliedrig, mit Borsten.

1887 behandelt BRADY einige Arten von der Gattung *Ectinosoma*, vor allem *E. atlanticum*, ohne Änderungen der vorherrschenden Systematik vorzunehmen.

1890 beschreibt RICHARD eine neue Art, *Bradya Edwardsi*, die er, weil Mp. 1 5-gliedrig ist, zur Gattung *Bradya* führt. Später (1891) sagt er, dass LILLJEBORG (der schon 1853 diese Art zum Teil beschrieben hat, ohne ihr einen Namen zu geben) ihm mitgeteilt habe, dass sie zur *Ectinosoma* zu führen sei. SCHMEIL (1893) führt sie auch auf die unten angegebenen unzureichenden Gründe zu dieser Gattung hin. SCOTT (1896) aber nimmt sie als Synonym der *E. curticorne* BOECK auf, eine Synonymisierung, die RICHARD später (1896) mit Recht als unrichtig ansieht. LILLJEBORG, der in Vorlesungen 1881 die Art als *E. fuscum* n. sp. beschrieben hat, bringt schliesslich 1902 eine ausführliche Beschreibung von *E. Edwardsi* (RICHARD) im Hinweis auf die oben und unten angegebenen Arbeiten von RICHARD und SCHMEIL.

SCHMEIL prüft 1893 den Unterschied zwischen *Ectinosoma* und *Bradya*.<sup>1</sup>

Er sucht hierbei zu zeigen, dass der Bau von Mp. 1 bei ihnen übereinstimmend ist, und erklärt, dass sie zu einer Gattung zu führen sind, und dass der Name *Ectinosoma* BOECK, der am ältesten ist, für diese Gattung gelten muss. Sein Gedankengang hierbei ist folgender:

1) Nach GIESBRECHT — dem SCHMEIL beistimmt — können die Arten BRADY's *E. erythrops* und *atlanticum* nicht zu dieser Gattung gerechnet werden. Die einzige verbleibende Art, *E. spinipes* hat — sagt SCHMEIL weiter — wahrscheinlich Mp. 1 mit 5 Gliedern versehen und nicht, wie

<sup>1</sup> Er sagt hierbei: »BRADY, auf den ich mich wegen Unkenntnis der norwegischen Sprache, in welcher die Boeck'sche Genusdiagnose abgefasst ist, allein verlassen kann, giebt als Hauptunterscheidungsmerkmal der Genera *Ectinosoma* und *Bradya* an, dass der erste Maxillarfuss des ersten Genus aus zwei, des letzten aus fünf Segmenten zusammengesetzt sei.« (Diese Merkmale wurden jedoch von BOECK 1872 — siehe oben — zu 3 Segmenten für *Ectinosoma* abgeändert.)



BRADY angibt, mit zwei. "Es ist sehr leicht möglich, dass BRADY die drei letzten Segmente übersehen hat." Ein Unterschied in dem Bau von Mp. 1 existiert nicht zwischen dieser *Ectinosoma*-Art und der Gattung *Bradya*.

2) Nach GIESBRECHT hat Mp. 1 von *E. gothiceps* 5 Glieder und weicht also von *Bradya* nicht ab.

3) Nach POPPE hat Mp. 1 von *E. curticorne* 4 Glieder. SCHMEIL meint, dass Mp. 1 in der Tat 5 Glieder hat ("möchte ich annehmen, dass ihm das eine der beiden kürzesten Glieder entgangen ist") und also mit *Bradya* übereinstimmt.

Aber, wie ich oben gezeigt habe, ist bei *E. gothiceps* Mp. 1 (nach GIESBRECHT) nicht als fünfgliedrig anzusehen. Wenn es aber in der Tat so wäre, darf man sie offenbar (wenn die Zahl der Glieder ausschlaggebend sein soll) nicht zur Gattung *Ectinosoma* führen. Diese Art, wie SCHMEIL es tut, trotz Ungleichheiten in Mp. 1 zur Gattung *Ectinosoma* zu führen und darauf den von *Ectinosoma* abweichenden Bau von Mp. 1 zu verwenden, um diese Gattung mit *Bradya* zu vereinigen, ist offenbar unlogisch und bedarf keiner näheren Kritik.

Die übrigen Gründe SCHMEIL's fassen auf angeblichen Beobachtungsfehlern von BRADY und POPPE und es kann ihnen keine Bedeutung beigemessen werden.

Hierzu kommt, dass jedenfalls zwei *Ectinosoma*-Arten, *E. melaniceps* und *Sarsi*, ohne von SCHMEIL kritisiert zu werden, übrigbleiben, was um so bedeutungsvoller ist, als *E. melaniceps* der Typus der Gattung *Ectinosoma* ist.

Dies scheint mir klar zu beweisen, dass SCHMEIL keinen ausreichenden Grund für die Vereinigung der Gattungen *Ectinosoma* und *Bradya* angegeben hat.

1896 durchmustert SCOTT die britischen Arten der Gattungen *Ectinosoma* und *Bradya*. Als Hauptunterschied zwischen denselben führt er an, dass bei

*Ectinosoma* — Mp. 1 gewöhnlich 2-gliedrig,

*Bradya* — Mp. 1 5-gliedrig ist.

Hierbei ist zu bemerken, dass SCOTT bei *E. armiferum* n. sp. in Mp. 1 5 Glieder angibt, bei *E. curticorne* aber, im Gegensatz zu POPPE, nur zwei.

Von dem Unterschied dieser Gattungen hebt SCOTT hervor: "The most important difference between *Bradya* and *Ectinosoma* is to be found in the structure of the anterior foot-jaws. In *Bradya* the anterior foot-jaws are composed of five distinct joints, the first two of which are usually large, while the other three are very small; the articulation between the first two joints is strongly hinged, and in all the 'spirit' specimens examined by us the large second joint (together with the three small terminal joints) is bent at, or nearly at, a right angle to

the first joint. Moreover, the secondary branches of the antennæ vary in the number of joints from two to three, whereas in all the specimens of *Ectinosoma* examined by us the secondary branches were always 3-jointed."

Er fährt später fort: "As already pointed out in the description of the genus *Bradya* the differences in the structure of the anterior foot-jaws is the most important and the most constant difference between *Ectinosoma* and *Bradya*, and so great is the resemblance otherwise between species belonging to these two genera that frequently we have found it almost impossible to distinguish without careful dissection whether the specimen that happened to be under examination belonged to the genus *Ectinosoma* or to *Bradya*."

Wie ich oben gezeigt habe, sieht aber SCOTT selbst diesen "most constant difference" nicht als konstant an.

SCOTT berücksichtigt nicht die von SCHMEIL vorgenommene Vereinigung von *Ectinosoma* und *Bradya* zu einer Gattung.

Auch SARS 1904 tut es nicht. Er nimmt überhaupt diese Frage nicht zur Diskussion auf.

Die Änderungen der Systematik, die von SARS vorgenommen sind, bestehen in einer weiteren Teilung. So trennt er von der Gattung *Ectinosoma* (= GIESBRECHT) *E. norvegica* BOECK (= *atlanticum* BRADY u. ROBERTSON) ab und führt sie zur Gattung *Microsetella* BR. u. R. Er teilt auch die Gattung *Bradya* BOECK in *Bradya* BOECK und *Pseudobradya* G. O. SARS.

Im Gegensatz zu den früheren Forschern gibt SARS nicht die absolute Gliederzahl in Mp. 1 als gattungs- (resp. grupp-)scheidende Merkmale an. Bei den beiden Gruppen besteht nach SARS Mp. 1 aus zwei grossen, basalen Gliedern und "a terminal part". Dieser ist bei *Ectinosoma* rudimentär und trägt zwei "claw-like spines". Bei *Bradya* besteht er aus 3 deutlichen Gliedern und trägt eine stärkere, "claw-shaped" Borste.

## 2. Verwendbare Gattungsmerkmale. Die Gründe der Einteilung der Familie.

Bei der oben gegebenen Darstellung habe ich hauptsächlich ein einziges Merkmal bei Mp. 1 berücksichtigt und zwar die Zahl der Glieder. Diese Beschränkung habe ich absichtlich gemacht, weil die Gliederzahl immer als ein Hauptunterschied zwischen den beiden Gattungen betrachtet wurde, um deutlich zu zeigen, welche Schwierigkeiten dies verursacht hat.

Es scheint mir auch notwendig, auf die Widersprüche der älteren



Literatur hinzuweisen und vor allem die von dem hervorragenden Copepoden-Forscher SCHMEIL vorgenommene Vereinigung der Gattungen *Ectinosoma* und *Bradya*, die von späteren Forschern nicht berücksichtigt wurde, näher zu prüfen.

Da es sich darum handelt, die von mir gefundenen neuen Arten zu einer dieser Gattungen zu führen, muss man natürlich den Bau von Mp. 1 in erster Linie berücksichtigen. Wie die Figuren (Taf. I). zeigen, besteht Mp. 1 bei diesen beiden Arten aus zwei grossen basalen Gliedern, die einen spitzen Winkel mit einander bilden. (Auf einer der Figuren fehlt das erste Glied. Das Aussehen des zweiten und der Bau von Mp. 1 der ganzen Familie lässt aber schliessen, dass ein, gegen das zweite Glied winkelgebogenes, grosses erstes Glied vorhanden gewesen sein muss.) Ausserhalb dieser Glieder sieht man die Chitinränder in zwei kurze Stückchen geteilt, und ausserhalb dieser beginnt wieder eine kurze Partie, die eine Gruppe von Borsten trägt. Man muss, wie mir scheint, diese als drei, äussere, sehr kleine Glieder deuten. Die Art und Weise, in der die grossen, stachelförmigen Borsten ausgehen, spricht auch hierfür. Sie gehen nämlich nicht von dem grossen zweiten Glied terminal aus, sondern über einander von der Seite seiner Verlängerung, die Sars "terminal part" benennt, und die in diesem Falle als 3-gliedrig betrachtet werden muss. Jedes der zwei ersten Kleinglieder trägt also eine starke, sichelförmige, dornartige Borste, das dritte einige feinere Borsten.

Bei diesen beiden Arten ist Mp. 1 also 5-gliedrig, ein Merkmal das die Gattung *Bradya* (incl. *Pseudobradya*) kennzeichnet. Ich nehme doch an, dass sie zur Gattung *Ectinosoma* zu führen sind, obwohl sie auch in einem anderen Detail des Baues von Mp. 1 von dieser Gattung abweichen. Die zwei basalen Glieder sind nämlich stark winkelgebogen, was *Bradya* gegenüber *Ectinosoma* kennzeichnet.

Um diese Ansicht zu motivieren, werde ich kurz mitteilen, wie ich den Bau von Mp. 1 bei *Microsetella norvegica* BOECK (= *Ectinosoma atlanticum* BR. u. R.) gefunden habe. Ich komme später auf dieser Art zurück (S. 12).

Mp. 1 (Taf. II) besteht hier aus zwei grossen, gegen einander stark winkelgebogenen Basalgliedern. Ausserhalb dieser ist der Chitinrand in zwei kurze Stückchen zergeteilt, worauf eine kurze borstentragende Partie folgt. Von diesem "terminal part" gehen über einander zwei grosse, sichelförmige, dornartige Borsten aus. Wie oben muss man hier Mp. 1 als 5-gliedrig, mit drei sehr kleinen, äusseren Gliedern, betrachten.

Von diesem Mp. 1 sagt aber Sars: "Anterior maxillipeds comparatively small, resembling in structure those in *Ectinosoma*."

Dass andere Forscher, die diese Art zur *Ectinosoma* führen, nicht der Meinung sind, dass Mp. 1 bei *Microsetella* von *Ectinosoma* abweicht, ist auch klar.

Mit diesem Beispiel habe ich meine Ansicht, dass eben dieser Bau der typische für Mp. 1 bei der Gattung *Ectinosoma* ist, bestätigen wollen. Bei *Ectinosoma* wie bei *Bradya* ist Mp. 1 5-gliedrig und kann mehr oder weniger winkelgebogen sein.

Die Reduktion, die der terminale Teil von Mp. 1 deutlich erlitten hat, äussert sich nicht, oder braucht sich nicht darin zu äussern, dass die Gliederzahl sich vermindert oder dieser Teil ganz verschwunden ist. Dass die äusseren Glieder gewöhnlich nicht wahrgenommen wurden (einige Verfasser wie POPPE und GIESBRECHT haben es doch getan), beruht darauf, dass sie so äusserst winzig und sogar bei den stärksten Vergrösserungen schwer wahrzunehmen sind.

Es ist aber klar, dass der Bau von Mp. 1 noch immer der Grund der systematischen Einteilung der Familie *Ectinosomidae* sein muss. Um die Einteilung zu erleichtern, muss man auch den Bau von P. 5 und A. 1 berücksichtigen (siehe unten), wie es vor allem Sars tut.

Hierbei soll man dem Beispiel Sars' folgen und nicht nur die Zahl der Glieder sondern auch den Bau von Mp. 1 überhaupt berücksichtigen. Man findet dann, dass in der Familie zwei Typen zu unterscheiden sind, die aus demselben Ursprung abgeleitet werden können. Der eine Typus, der auf dem ursprünglicheren Stadium zum Teil zurückgeblieben ist, hat die drei äusseren Glieder ("the terminal part" nach Sars) von Mp. 1 gut entwickelt und mit gewöhnlichen Borsten versehen. Bisweilen kann eine oder die andere derselben kräftiger, dornartig sein. Die Borsten sind nicht prehensil und die Arbeit des Maxillarfusses wird durch Biegung der grossen basalen (erstes und zweites) Glieder ausgeführt.

Hierher gehören die Gattungen *Bradya* BOECK und *Pseudobradya* G. O. Sars.

Die andere Gruppe hat stets die zwei ersten der drei äusseren Glieder ("the terminal part") mit kräftigen, prehensilen, sichelförmigen Borsten versehen, was oft zu einer Reduktion der Grösse der Glieder führt. Die Arbeit des Maxillarfusses wird hauptsächlich durch die Biegung der Borsten gegen das grosse, zweite Basalglied bewerkstelligt.

Hierher gehören die Gattungen *Ectinosoma* BOECK und *Microsetella* BRADY und ROBERTSON.

Auf Grund dieser Einteilung muss man aus der Gattung *Bradya* die von Sars zu dieser geführte *B. armifera* (SCOTT) abtrennen und sie zur *Ectinosoma* führen. P. 5 bei dieser Art spricht auch dafür, dass dies berechtigt ist. SCOTT (1894) führt sie auch als *Ectinosoma armifera* SCOTT zu dieser Gattung.

Aus der Gattung *Pseudobradya* Sars muss man weiter die Art *Ps. minor* (SCOTT) abtrennen und sie zur *Ectinosoma* als *E. minor* (SCOTT) führen. SCOTT führt sie zur Gattung *Bradya*.

Hierdurch erzielt man den bedeutenden Vorteil, dass die Gattung *Pseudobradya* G. O. Sars auch in einer anderen Hinsicht einheitlicher



wird. *Ectinosoma* (*Pseudobradya*) *minor* weicht nämlich im Bau von P. 5 von allen übrigen *Pseudobradya*-Arten ab, stimmt aber mit *Ectinosoma* vollkommen überein. P. 5 ist in *Pseudobradya* im übrigen von einem von allen hierhergehörigen Gattungen abweichenden Bau.

Zur Familie *Ectinosomidae* führt Sars auch die wohl begründete neue Gattung *Ectinosomella* Sars.

Ausser diesen fünf Gattungen führt Sars noch eine zu dieser Familie und zwar die Gattung *Neobradya* Scott. Er tut dies aber nur unschlüssig und weist auf ihre grosse Ähnlichkeit mit der Fam. *Cylindropsyllidae* hin. Da sie in der Mehrzahl der Merkmale von den übrigens sehr einheitlichen Fam. *Ectinosomidae* abweicht, scheint es mir am geeignetsten, die Gattung *Neobradya* von dieser Familie abzutrennen.

Da *Neobradya* in mehreren wichtigen Merkmalen auch von der Fam. *Cylindropsyllidae* abweicht, dürfte es am besten sein, sie eine neue Familie bilden zu lassen. Sars sagt hiervon: "I think, that it will be found advisable in future to remove the present genus from both these families, and to regard it as a type of a particular family."

Für diese Familie will ich den Namen *Neobradylidae* vorschlagen.

### 3. Der von SHARPE gegebene Gattungsschlüssel. Neuer Gattungsschlüssel.

Schliesslich werde ich ganz kurz auf die Behandlung SHARPE's von der Familie *Ectinosomidae* in seiner "Synopsis of the Genera Harpacticoidea" (1911) eingehen und im Zusammenhang damit eine neue Einteilung dieser Familie geben.

SHARPE nimmt die vier Gattungen, die von Sars aufgestellt sind (also mit Ausnahme von *Ectinosomella*), auf. Ich rechne dabei nicht *Neobradya* zu dieser Familie.

In Punkt A 37 scheidet SHARPE die Gattung *Ectinosoma* auf folgende Merkmale hin aus: "Fifth foot with terminal segment trilobate . . . inner expansion of basal segment always with two spines, etc.", während alle nachfolgenden Formen, unter ihnen die übrigen *Ectinosomiden*-Gattungen, "Fifth foot not trilobate, and inner expansion of basal segments not with two spines", haben.

Diese Einteilung ist unrichtig und übrigens vollkommen unnötig. So hat z. B. *Pseudobradya* P. 5 gerade so "trilobate" wie *Ectinosoma* und sämtliche Gattungen dieser Familie haben "inner expansion of basal segment with two spines".

Dieser Punkt A 37 soll ganz einfach gestrichen werden. Man geht direkt zum Punkt A 38 über und folgt dem Schema bis A 45: s spä-

terer Teil: "Basal segment of first leg normal, with no accessory spines" . . . A 46.

In den Punkten A 46 und A 47 müssen sich jetzt nicht nur die drei von SHARPE hier aufgenommenen Gattungen sondern auch *Ectinosoma* finden.

Anstatt der Einteilung SHARPE's, die z. B. *Microsetella* und *Ectinosoma* nicht unterscheidet, will ich hier die folgende Einteilung, die alsdann von der ganzen Familie *Ectinosomidae* gelten wird, geben.

Ausser den übrigen vier Gattungen nehme ich hier die von SARS neu errichtete Gattung *Ectinosomella*, die von den übrigen gut verschieden ist, auf.

- A 1. Rostrum lang, in der Gestalt einer dünnen, hyalinen Platte vor-springend. Das dritte Glied des Innenastes von A. 2 ohne late-rale Borsten ..... *Ectinomosella* SARS.
- A 2. Rostrum kurz. Das dritte Glied des Innenastes von A. 2 mit lateralen Borsten und Dornen..... I.
- I a. Der terminale Teil von Mp. 1 klein, mit zwei langen, prehensilen, sichelförmigen Dornen. P. 5 gut entwickelt mit der Nebenborste ("the appendicular bristle" nach SARS) von dem distalen Gliede ausgehend ..... II.
- I b. Der terminale Teil von Mp. 1 deutlich, mit mehreren nicht pre-hensilen Borsten, von denen bisweilen eine dornartig ist. P. 5 klein, beim Männchen reduziert, oder, wenn er gut entwickelt ist, mit der Nebenborste von dem proximalen Gliede ausgehend ..... III.
- II a. A. 1 kurz mit m. o. w. ausgebreiteter Base ... *Ectinosoma* BOECK.
- II b. A. 1 schmal, verlängert. Furkalborsten sehr lang  
*Microsetella* BR. u. R.
- III a. Der Aussenast von A. 2 schwach. P. 5 gut entwickelt mit der Nebenborste von dem proximalen Gliede ausgehend  
*Pseudobradya* SARS.
- III b. Der Aussenast von A. 2 gut entwickelt, dreigliedrig. P. 5 klein und reduziert, vor allem beim Männchen ..... *Bradya* BOECK.

Die Familie *Ectinosomidae* wird durch folgende Merkmale charak-terisiert:

A. 1 7-gliedrig. P. 1—4, mit sowohl Aussen- als Innenästen 3-glied-rig, sind immer normale Schwimmfüsse ohne prehensile oder ausgebrei-tete Glieder. Furkaläste sehr kurz. Siehe übrigens SARS (1903—1911).

Hier folgen zuletzt die Beschreibungen von zwei neuen *Ectinosoma*-Arten nebst einigen Notizen über *Microsetella norvegica* BOECK.



#### 4. Beschreibung der neuen Arten *Ectinosoma arcticum* und *major* nebst Bemerkungen zur *Microsetella norvegica* (BOECK).

*Ectinosoma arcticum* n. sp.

(Taf. I.)

Beschreibung:

Weibchen.

*Körper* kurz und ziemlich schmal mit gleichmässigem Übergang zwischen Vorder- und Hinterkörper. Die Abdominalsegmente sind ventral mit einem Halbkreis feiner Borsten versehen. Rostrum vorspringend, von oben gesehen breit abgerundet.

*A. 1* sehr kurz, 7-gliedrig, winkelgebogen, mit breiter Base. Lange hyaline Sinnesborsten (Doppel-) an den 4. und 7. Gliedern. Der Sinneskolben am 4. Gliede erreicht beinahe die Spitze desselben am 7. Gliede.

*A. 2* mit kräftigen Fiederborsten. Aussenast kurz, dreigliedrig.

*Mp. 1* 5-gliedrig. Die zwei kräftigen Basalglieder bilden einen scharfen Winkel mit einander. Die drei terminalen Glieder sehr winzig. Die zwei ersten derselben tragen kräftige, prehensile, sichelförmige, dornartige Borsten.

*Mp. 2* mit resp. 1, 1 und 3 Borsten am 1., 2. und 3. Gliede.

*P. 1—4* dreigliedrig, mit ungewöhnlich langen Dornen und Borsten versehen. Die Borsten des vierten Beinpaares reichen bis ausserhalb der Spitze der Furca.

*P. 5* gross, 2-gliedrig mit sehr langen Borsten. Die Nebenborste geht inmitten der basalen Hälfte des distalen Gliedes aus.

*Furkalglieder* sehr kurz, mit zwei kräftigen Apikalborsten, von denen die eine bedeutend länger und mit einigen Härchen versehen ist. Sie tragen an der Spitze spitzige, triangelförmige Ausläufer.

*Länge*: 0,48—0,50 mm. *Furkalborsten* 0,33 mm.

*Farbe*: licht gelbbraun.

*Fundorte*: Nur zwei ausgewachsene Weibchen habe ich in einer Brackwasserlagune an der Landzunge ausserhalb des Gletschers Nordenskiöld's und der Klaas Billen Bay, Eisfjord, Spitzbergen den  $\frac{5}{3}$  1910 gefunden.

*Bemerkungen*: Diese Art ist ausser durch ihre winzige Grösse und die ungewöhnliche Länge der Borsten von *P. 1—4* vor allem durch den Bau von *P. 5*, *Mp. 1* und *Mp. 2* von den übrigen *Ectinosoma*-Arten gnt verschieden.

**Ectinosoma major** n. sp.

(Taf. I.)

Beschreibung.

Weibchen.

*Körper* lang, ziemlich schmal, mit vorspringendem Rostrum. Die Abdominalsegmente ventral mit einem Halbkreis feiner Dornen versehen.

*A. 1* sehr kurz, 7-gliedrig mit breiter Base. Lange hyaline Sinnesborsten (Doppel-) am 4. und 8. Gliede. Der Sinneskolben am 4. Gliede reicht nur bis zur Mitte desselben am 7. Gliede.

*A. 2* mit kräftigen Fiederborsten. Der Aussenast kurz, 3-gliedrig.

*Mp. 1* 5-gliedrig. Die drei Glieder des terminalen Teiles sehr kurz. Die zwei ersten von ihnen mit prehensilen, sichelförmigen, dornartigen Borsten.

*P. 1—4* mit 3-gliedrigen Ästen und ziemlich langen Borsten.

*P. 5* sehr gross, 2-gliedrig, mit mittellangen Borsten. Die Nebenborste geht von der unteren Hälfte des distalen Gliedes aus.

*Furkalglieder* mittellang, mit zwei kräftigen Apikalborsten und einigen kleineren Borsten.

*Länge* (ohne Furkalborsten) 0,89 mm.

*Farbe* licht gelbbraun.

*Fundorte*: Nur ein ausgewachsenes Weibchen wurde in derselben Brackwasserlagune wie *E. arcticum* gefunden.

*Bemerkungen*: *E. major* gehört zu den grösseren *Ectinosoma*-Arten. Sie ist am besten von den übrigen am Bau von *P. 5* zu unterscheiden, wobei man besonders die, im Vergleich zu den übrigen, ungewöhnlich kurze Borste an der Aussenseite des distalen Gliedes von *P. 5* beachtet. Da ich nur ein einziges Exemplar dieser Art gefunden habe und dasselbe zum Teil defekt war (ihm fehlten die Furkalborsten), auch die Konsistenz des Chitins einige Mundteile schwer kenntlich machte, kann ich Abbildungen dieser Teile nicht geben. Die Art ist jedoch durch die mitgeteilten Figuren ausreichend beschrieben.

**Microsetella norvegica** (BOECK).

(Taf. II.)

*Setella norvegica* BOECK: Oversigt over de ved Norges Kyster iagttagne Copepoder. Chr. Vid. Selsk. Forh. 1864, p. 281.

*Microsetella atlantica* BRADY & ROBERTSON: Contributions to the Study of the Entomostraca. No VIII. On Marine Copepoda taken in West of Ireland. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 4. Vol. 12. 1873.

*Ectinosoma atlanticum* BRADY: A monograph of the free and semi-parasitic Copepoda of the British Islands. Vol. II. London 1880.



Die von mir gefundenen Exemplare weichen von der Beschreibung Sars' (1903—11) durch die ungewöhnliche Länge der Borsten bei P. 1—5 ab. Während diese z. B. auf P. 4 nach Sars sich zur Länge des Astes wie 44:47 verhalten, ist dieses Verhältnis bei meinen Exemplaren 68:47, die Borsten sind m. a. W. (relativ) mehr als  $1\frac{1}{2}$  Mal so lang, als Sars angibt.

Ob die von Broch (1910) im Eisfjord (Spitzbergen) konstatierte *Microsetella norvegica* mit den Abbildungen Sars' übereinstimmt, teilt Broch nicht mit.

Mrázek (1902) sagt aber, dass seine Exemplare von *M. norvegica* Br. u. R.<sup>1</sup> (aus dem Spitzbergengebiet) "sich jedoch in nichts von den aus anderweitigen Meeresgebieten stammenden Tieren unterscheiden".

Ich teile hier ein Paar Figuren von Mp. 1 mit. Wie man sieht, weichen sie in einigen Details von den von Brady, Scott und Sars gegebenen ab. Die Abweichungen bestehen darin, dass ausserhalb des grossen zweiten Gliedes der Chitinrand in zwei kurze Partien geteilt ist, und ausserhalb dieser noch eine kurze Partie mit einem längeren borstentragenden Ausläufer vorhanden ist (siehe oben S. 7). Das zweite Basalglied ist ausserdem am Innenrande mit einem Ausläufer oder einer mit dicker Base versehenen Borste, die in eine Spitze ausläuft und an der Seite drei feine Borsten trägt, ausgestattet.

P. 5: siehe die Figur.

Länge 0,49—0,51 mm. Furkalborsten 0,46 mm.

*Fundorte*: ziemlich zahlreiche Exemplare (nur ausgewachsene Weibchen), von denen einige Eier tragen, in ein paar Brackwasserlagunen teils in Klaas Billen Bay (mit den oben beschriebenen *Ectinosoma*-Arten zusammen) teils in Green Harbour, Eisfjord, Spitzbergen 1910, gefunden.

## II. Fam. Canthocamptidæ.

### Gen. *Marænobiotus*.

#### 1. Historische Übersicht.

Im Jahre 1909 liefert Keilhack einen ausführlichen Beitrag zur Systematik der Gattung *Marænobiotus* Mrázek und beschreibt desgleichen eine neue *Marænobiotus*-Art. Er gibt hierbei eine historische Übersicht der damals erschienenen Arten nebst einem Vergleich derselben untereinander.

<sup>1</sup> Es soll Boeck anstatt Br. u. R. sein.

Da die Darstellung KEILHACK's sich aber auf die zum Teil unrichtigen Beschreibungen der älteren *Marænobiotus*-Arten stützt, und ich diese Arten näher zu untersuchen Gelegenheit hatte, will ich hier eine neue Behandlung dieser Arten vornehmen. Dazu kommt, dass BREHM (1911) in späterer Zeit noch eine neue *Marænobiotus*-Art beschrieben hat, die mir an und für sich eine erneuerte Prüfung dieser Frage zu motivieren scheint.

Um meine Darstellung übersichtlicher zu machen, werde ich zunächst eine kurze historische Übersicht geben. Schon KEILHACK bringt eine solche.

Die Gattung *Marænobiotus* wurde 1893 von MRÁZEK aufgestellt, der darin eine dem Text wie den Abbildungen nach vorzügliche Beschreibung von *Marænobiotus vej dovskýi* n. g. n. sp. abgibt.

Als Gattungsmerkmale stellt MRÁZEK den Bau der Mundteile, die Zahl der Glieder (zwei) des Aussenastes von P. 1 und die Form und den Bau der sehr kurzen P. 1—4 überhaupt, auf. Diese Merkmale unterscheiden die Gattung *Marænobiotus* MRÁZEK gut von anderen Harpacticiden-Gattungen.

*M. vej dovskýi* ist seitdem an einigen Stellen in Schottland von TH. und A. SCOTT (1896) und TH. SCOTT (1903) gefunden worden. Diese geben einige kleineren Abweichungen von der Beschreibung MRÁZEK's an.

Im Jahre 1899 gibt TH. SCOTT diese Art auch aus Franz-Josephs-Land an. KEILHACK (1909) trennt diese von SCOTT näher beschriebene Form als eine besondere Varietät ab, der er den Namen var. *arctica* n. var. gibt. Ich werde später auf diese Form zurückkommen.

HABERBOSCH (1916) nimmt *Marænobiotus vej dovskýi* MRÁZEK (mit Fragezeichen) für Schweiz und Island auf.

1898 beschreibt J. RICHARD einen neuen Harpacticid aus Spitzbergen, den er zur Gattung *Mesochra* BOECK führt und *Mesochra Brucei* n. sp. nennt. Der Grund, warum er seine neue Art zu dieser Gattung führt, ist schwer zu verstehen, um so mehr als RICHARD selbst die grossen Übereinstimmungen dieser Art mit *Marænobiotus vej dovskýi* MRÁZEK hervorhebt. Schon SCOTT (1899) hat auch die Zugehörigkeit der RICHARD'schen Form zur Gattung *Marænobiotus* richtig erkannt.

Diese Art wurde später von BREHM (1911) und HABERBOSCH (1916) auf Grönland gefunden. Ihre Angaben sind jedoch mit Fragezeichen versehen.<sup>1</sup>

Noch eine neue Art dieser Gattung wird 1902 von LILLJEBORG unter dem Namen *Canthocamptus insignipes* beschrieben. Wie spätere Verfasser gezeigt haben, muss sie *Marænobiotus insignipes* (LILLJEBORG) genannt

<sup>1</sup> Dieses Aufnehmen der Arten mit Fragezeichen, das in der arktischen Literatur ziemlich gewöhnlich ist, ist sehr zu bedauern. Man wird hierbei leicht zu Fehlschlüssen in tiergeographischen und anderen Fragen verleitet. Da ist es viel besser, die Arten ohne Speciesnamen nur mit der Bezeichnung sp. aufzunehmen.

werden. Die Exemplare LILLJEBORG's waren aus dem nördlichen Sibirien und dem norwegischen Finnmarken.

HABERBOSCH (1916) nimmt diese Art (aber mit Fragezeichen) aus Grönland auf.

1913 beschreibt v. DADAY eine neue *Marænobiotus*-Art aus Turkestan, die er *Marænobiotus affinis* nennt.

Eine vierte Art dieser Gattung beschreibt KEILHACK (1909) aus den Dauphiné-Alpen unter dem Namen *M. alpinus*.

BREHM (1911) beschreibt schliesslich eine fünfte Art, *Marænobiotus Danmarki* aus Grönland.

Diese wurde von HABERBOSCH (1916) in Island wiedergefunden.

Von den oben erwähnten fünf *Marænobiotus*-Arten will ich im folgenden die drei Arten *M. vej dovskyi* MRÁZEK, *M. affinis* v. DADAY und *M. alpinus* KEILHACK ganz ausser Betracht lassen.

Die übrigen Arten *M. brucei* (RICHARD), *M. insignipes* (LILLJEBORG) und *M. danmarki* BREHM, nebst der Varietät *M. vej dovskyi* MRÁZEK var. *arctica* KEILHACK sollen dagegen ein wenig näher erörtert werden.

## 2. Berechtigung der Art *Marænobiotus danmarki* BREHM und der Varietät *Marænobiotus vej dovskyi* MRÁZEK var. *arctica* KEILHACK.

Hier will ich zuerst die drei letztgenannten Arten unter Anwendung der Beschreibungen RICHARD's, LILLJEBORG's und BREHM's mit einander vergleichen. Ich nehme nur die von den Verfassern verwendeten Merkmale auf und beschränke mich zunächst auf das Weibchen. Die Ziffern geben die Zahl der Borsten und Dornen am letzten Gliede des Aussen- (a) und Innenastes (i) der Beinpaare 1–4 an. Für P. 5 nehme ich von aussen die Zahl der Borsten an dem Aussenteil des Grundgliedes, dem Endglied und dem Innenteil des Grundgliedes auf.

	<i>M. brucei</i> (nach RICHARD)	<i>M. insignipes</i> (nach LILLJEBORG)	<i>M. danmarki</i> (nach BREHM)
Weibchen.	a. i.	a. i.	a. i.
P. 1	5–3	5–3	5–3
P. 2	5–4	6–4	4–4
P. 3	5–5	6–5	5–5
P. 4	5–5	5–6	5–5
P. 5	1, 3–4, 4–5	1, 3, 5	1, 3, 6



	<i>M. brucei</i> (nach RICHARD)	<i>M. insignipes</i> (nach LILLJEBORG)	<i>M. danmarki</i> (nach BREHM)
Furca	»à peu près aussi longue que le dernier segment abdominal»	»segmento ultimo caudæ multo longior(es)»	»länger als das letzte Segment»
Die äussere der grossen Furkalborsten	»deux fois et demie plus petite que l'interne»	»interioris dimidio quodammodo longior»	»kaum so lang als die Hälfte der inneren»
Innere apikale Furkalborste	nicht wahrgenommen	vorhanden	äusserst reduziert oder völlig verschwunden
Operculum anale	mit »10 dents fortes et espacées»	»aculeis minutis armatum»; zahlreiche kleine Dornen (im schwedischen Texte)	»mit wenigen, grossen Dornen»
Abdominale Dornenreihen	»contenues sur le dos»	auf die Seiten beschränkt	»auf die Seiten beschränkt»

Diese Tabelle zeigt, dass die drei Arten ziemlich gut verschieden sind. Der Vergleich wird aber völlig irreleitend darum, weil die vorstehend angewendeten Beschreibungen nicht korrekt sind.

Ich will in einer anderen Tabelle die Fehler berichtigen, nachdem ich ein paar der oben verwendeten Merkmale ein wenig erörtert habe.

Meine Darstellung stütze ich auf genaue Untersuchungen von zahlreichen Exemplaren von *Marænobiotus brucei*<sup>1</sup> von Spitzbergen und das Studium von Typusexemplaren und Originalpräparaten LILLJEBORG's von *Marænobiotus insignipes*.

Was P. 5 anbetrifft, so weicht *M. danmarki* von den beiden anderen Arten durch eine grössere Borstenzahl (6) am Innenteil des basalen Gliedes ab. Hierbei will ich zuerst darauf aufmerksam machen, dass die Borstenzahl des P. 5 bei den *Marænobiotus*-Arten in sehr unregelmässiger Weise wechselt. So konstatiert MRÁZEK teils 1, 3, 4, teils 1, 4, 4 Borsten bei P. 5 des *M. vej dovskyi*, und in dieser Hinsicht können sogar die beiden Seiten eines und desselben Individuums Verschiedenheiten zeigen. RICHARD zeigt, dass die Borstenzahl bei P. 5 des *M. brucei* auch wechselt und folgendermassen begrenzt werden kann: 1, 3—4, 4—5. BREHM konstatiert für dieselbe Art resp. 1, 3, 3—4.

Ich habe an den Exemplaren von *M. brucei*, die ich untersucht habe, einen ähnlichen grossen Wechsel gefunden, oft so, dass die beiden Seiten desselben Beinpaars sich verschieden verhalten.

<sup>1</sup> Da die Exemplare von den Originalfundorten RICHARD's sind und *M. brucei* die einzige auf Spitzbergen gefundene *Marænobiotus*-Art ist, unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass meine Exemplare der RICHARD'schen Art gehören.

Die Kombinationen, die ich beobachtet habe, sind folgende. (Vergl. Taf. IV.)

1) 1, 3, 4.

2) 1, 3, 5. — Diese Anzahl ist so zu sagen Regel und muss wenigstens für *M. brucei* aus Spitzbergen als die normale betrachtet werden.

3) 1, 3, 6.

4) 1, 4, 4.

5) 1, 4, 5.

Die Variationsbreite der *M. brucei* umfasst also auch den *M. danmarki* kennzeichnende Charakter (1, 3, 6), was zu dem Schluss berechtigt, dass man nach dem Bau des P. 5 die drei Arten nicht trennen kann, wenigstens nicht wenn man kein grosses Material durchgemustert hat.

Hinsichtlich der Furkalborsten sind nach der vorigen Tabelle die drei Arten ein wenig verschieden. Kommt dazu die Angabe BREHM's, dass bei *M. brucei* "die äussere Furkalborste kaum  $\frac{1}{3}$  so lang ist als die innere", wird der Unterschied noch grösser.<sup>1</sup>

Der Wert dieser Charaktere wird doch durch einige Beobachtungen, die ich teils an sehr zahlreichen Exemplaren von *M. brucei* von Spitzbergen, teils an einer geringeren Zahl von *M. insignipes* gemacht habe, bedeutend reduziert.

Meine Beobachtungen zeigen nämlich, dass sowohl die relative als die absolute Borstenlänge sehr stark wechselt, ein Verhältnis, das zum Teil darin seine Erklärung findet, dass diese Borsten sehr leicht zerbrechen, weshalb zahlreiche Weibchen Borsten tragen, die noch nicht wieder ausgewachsen sind. Die Erscheinung hängt wahrscheinlich zum Teil mit der Paarung zusammen, und mir scheint, dass das Männchen bei der Paarung oft die Furkalborsten des Weibchens beschädigt. So konnte ich z. B. in einer Stichprobe, nach eben vollendeter Paarung, unter mehreren Zehnern Weibchen nicht ein einziges mit zwei unverletzten Furkalborsten finden.

Angesichts dieser Verhältnisse muss man der relativen Länge der Furkalborsten einen geringeren Wert als Artcharakter beimessen, wenn die Angaben nicht auf einem grossen Materiale fussen. Im vorliegenden Falle kann man ohne weiteres hiervon absehen.

Was die abdominalen Dornenreihen anbelangt, so habe ich sie niemals wie RICHARD bei *M. brucei* über den ganzen Rücken hin fortlaufend wahrgenommen. Sie sind hier stets auf die Seiten beschränkt.

Bei *M. insignipes* kann man immer deutlich sehen, dass sich die Dornenreihen des dritt- und viertletzten Segments über der ganzen Rücken-seite fortsetzen. Bei dem zweitletzten Segment sind sie in einigen Fällen dorsal zeimlich leicht zu erkennen, in anderen dagegen sehr schwer wahrzunehmen und kaum sichtbar.

<sup>1</sup> Hierbei ist jedoch zu beachten, dass BREHM seine Art nur mit Fragezeichen als *M. brucei* aufnimmt.

Diese Arten weichen also beide hierin von den Originalbeschreibungen ab.

Die innere apikale Furkalborste ist auch bei *M. brucei* vorhanden. Sie geht ein wenig ventral von der inneren der grossen Furkalborsten aus und ist ziemlich schwer wahrzunehmen.

Die richtige Dornen- und Borstenzahl der Endglieder bei P. 1—4 gebe ich in der folgenden Tabelle mit den eben erörterten Merkmalen zusammen an. Wo meine Angaben von den Originalbeschreibungen abweichen, wird dies mit einem Stern (\*) gekennzeichnet.

	<i>M. brucei</i>	<i>M. insignipes</i>	<i>M. danmarki</i> (nach BREHM)
Weibchen	a. i.	a. i.	a. i.
P. 1	5—3	5—3	5—3
P. 2	*4—4	*5—4	4—4
P. 3	5—5	6—5*	5—5
P. 4	5—5	5—5*	5—5
P. 5	1, 3—4, 4—5—6*	1, 3, 5	1, 3, 6
Furca	*länger als das letzte Segment	länger als das letzte Segment	länger als das letzte Segment
Die äussere der grossen Furkalborsten	Siehe oben		
Innere apikale Furkalborste	*vorhanden, schwer wahrzunehmen	vorhanden, deutlich	äusserst reduziert od. völlig verschwunden
Operc. anale	*mit 6—10 zerstreuten Dornen	*mit 9 zerstreuten bis 15 dichtstehenden Dornen	mit wenigen grossen Dornen (6 nach Fig. 9)
Abdominale Dornenreihen	*auf die Seiten beschränkt	*dorsal nicht abgebrochen	auf die Seiten beschränkt

Diese Tabelle zeigt, dass die beiden Arten *M. brucei* und *M. danmarki* (Weibchen) in diesen Merkmalen nicht von einander zu trennen sind.

Diese Übereinstimmung ist sogar grösser als die Tabelle zeigen kann. Die Ziffern, welche die Zahl der Borsten und Dornen an den Endgliedern von P. 1—4 angeben, zeigen nämlich nur, dass die Summe derselben gleich ist. Die Arten stimmen aber im Detail mit einander überein betreffs der Bewaffnung dieser Beinpaare. Wenn ich die Zahl der Dornen mit römischen Ziffern, die der Borsten mit arabischen bezeichne, und die Verteilung an Aussenseite, Spitze und Innenseite mit einem Komma (,) zwischen diesen Teilen angebe, nimmt sich die Bewaffnung der Endglieder schematisch folgendermassen für diese beiden Arten aus.



	Aussenast	Innenast
P. 1	II, I 2, 0	0, I 2, 0
P. 2	I, II 0, 0	0, I 2, 1
P. 3	I, II 1, 1	0, I 2, 2
P. 4	I, II 1, 1	0, I 2, 2

Geht man aber zu BREHM's Figuren von *M. danmarki* ♀, so wird man einige Abweichungen finden. So biegen sich die abdominalen Dornenreihen gegen die Mitte des Rückens kopfwärts ab und setzen sich ein wenig in dieser Richtung fort. Dieses Verhältnis ist aber unter den Copepoden so alleinstehend, dass man eine Bestätigung abwarten muss, ehe man es als sicher ansehen kann.

Hier will ich auch auf das sehr eigentümliche Verhältnis hinweisen, dass die abdominalen Dornenreihen des Männchens nicht dorsal abgebrochen sein sollen. Da bei den übrigen *Marænobiotus*-Arten Weibchen und Männchen in bezug auf diese Merkmale einander gleich sind, scheint mir, dass auch diese Angabe einer Bestätigung bedarf.

Die äusseren Geschlechtsteile des Weibchens stimmen mit denselben bei *M. brucei* (Taf. IV) vollkommen überein.

Wenn man jetzt zu dem Männchen von *M. danmarki* übergeht, muss man erstens feststellen, dass für BREHM das Männchen von *M. brucei* nicht bekannt war, und dass demzufolge ein Vergleich dieser Art mit der seinigen unmöglich war. Hierzu kommt, dass die Beschreibung LILLJEBORG's von *M. insignipes* zum Teil unrichtig ist, was BREHM veranlasste, Verschiedenheiten zwischen diesen Arten, die nicht vorhanden sind, hervorzuheben.

BREHM sagt z. B.: "Das rudimentäre Füsschen (fig. 12) zeigt nur einen kurzen Fortsatz der Innenseite des ersten Gliedes, der mit zwei gefiederten Borsten bewehrt ist. Von diesen ist im Gegensatz zu *insignipes* die innere weit länger als die äussere. Das zweite Glied trägt vier Anhänge, also einen mehr als das Weibchen (und auch als *insignipes* nach LILLJEBORG)."

Wie die unten gegebene Beschreibung zeigen wird, stimmen aber sowohl *M. danmarki* und *M. insignipes* als *M. brucei* in diesen Merkmalen mit einander vollkommen überein.

Die Zahl der Zähne am Operculum anale (4) stimmt auch mit *M. brucei* (4—7) überein.

Es erübrigen aber noch einige andere Verschiedenheiten zwischen diesen Arten (Männchen) vor allem im Bau von P. 3 und den dorsalen Dornenreihen.

Die oben gegebene Darstellung zeigt jedoch, dass die Berechtigung der Art *Marænobiotus danmarki* BREHM sehr zweifelhaft ist und, falls sie aufrecht erhalten werden soll, der *M. brucei* (RICHARD) sehr nahe kommt.<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Dr. STEPHENSEN, Kopenhagen, verdanke ich eine Probe mit einigen Harpacticiden, die nach BREHM *M. brucei* und *danmarki* sein würden. Es zeigt sich bei der

Die Darstellung zeigt auch, dass mehrere Merkmale, die im allgemeinen von systematischem Wert sind, bei den *Marænobiotus*-Arten stark variieren. Unter diesen will ich vor allem den Bau von P. 5 erwähnen. Übrigens variiert auch die Länge der Furkalborsten, die Zahl der Dornen des Analoperculum, die Länge und Dicke der dorsalen Dornenreihen der Abdominalsegmente u. s. w. Auch bei P. 1—4 sieht man zuweilen eine oder die andere den Beinpaaren in der Regel nicht angehörende Borste auftreten.

Wie die unten gegebenen Beschreibungen zeigen werden, gibt es aber, vor allem in dem Bau von P. 1—4 bei sowohl ♀ als ♂, so grosse und konstante Unterschiede zwischen den hier eingehender besprochenen Arten, *M. brucei* (RICHARD) und *M. insignipes* (LILLJEBORG), dass ein Zusammenwürfeln derselben nicht in Frage kommen kann.

HABERBOSCH (1916) äussert in dieser Frage: "*Marænobiotus* liegt in 3 Formen vor, die so stark variieren, dass ich trotz langwieriger Untersuchungen zurzeit noch nicht angeben kann, ob es sich um eine einzige oder um mehrere Arten handelt. Vorläufig habe ich sie auf die beiden angegebenen Arten<sup>1</sup> verteilt. Sicher scheint mir zu stehen, dass *Marænobiotus vejdoevskji* MRÁZEK, *M. danmarki* BREHM und *M. brucei* (RICHARD) einerseits und *M. insignipes* (LILLJEBORG) und *M. alpinus* KEILHACK anderseits nahe Verwandtschaftsbeziehungen zueinander zeigen."

Hierzu will ich nur konstatieren, dass HABERBOSCH unter seinen grönländischen Arten die grönländische *M. danmarki* BREHM nicht auführt. Er sagt aber später: "die von BREHM als *Marænobiotus danmarki* beschriebene Form fand ich in Island".

Möglicherweise könnte man dies zu Gunsten der BREHM'schen Art auslegen.

Ich will aber da hervorheben, dass HABERBOSCH trotz der oben zitierten "langwierigen Untersuchungen" der *Marænobiotus*-Arten nichts von ihren systematischen Merkmalen sagt. Es muss um so mehr befremden, als er unter seine grönländischen Arten *M. insignipes* (LILLJEBORG) (jedoch mit Fragezeichen) aufnimmt, ohne mit einem Worte zu erwähnen, ob seine Exemplare mit der Beschreibung LILLJEBORG's übereinstimmen oder nicht. Diese Identifizierung mit der LILLJEBORG'schen Art ist um so mehr überraschend, als die Beschreibung LILLJEBORG's in mehreren wichtigen Punkten fehlerhaft ist. (Siehe oben und unten.) Das-

---

Untersuchung, dass diese Probe ausser *M. brucei* ein nicht geschlechtsreifes Individuum (Männchen) einer anderen Art enthält, die möglicherweise *M. danmarki* sein könnte, die aber nicht bestimmbar war. (Eine Bestimmung ganzer Exemplare war naturgemäss für BREHM nicht möglich.) Sie unterscheidet sich von *M. brucei* u. a. durch einen deutlichen aber kurzen, mit 4 Borsten versehenen Mandibulartaster, der bei den übrigen *M.*-arten nicht vorhanden ist, ein Merkmal, das von BREHM für *M. danmarki* jedoch nicht aufgenommen wird.

<sup>1</sup> *M. brucei* und *M. insignipes*.

selbe gilt auch von *M. brucei*, die, wie ich bereits gezeigt habe, zum Teil unrichtig beschrieben ist.

Mit dieser Tatsache vor Augen scheint es mir, als ob man die Angabe HABERBOSCH's, dass er *M. danmarki* BREHM in Island gefunden habe, nicht ohne weiteres zu Gunsten der Berechtigung dieser Art rechnen kann.

Die oben ausgesprochenen Zweifel der Berechtigung der Art *M. danmarki* BREHM werden, hoffe ich, bewirken, dass die Forscher, die diese Art wiederfinden, sie näher prüfen und nicht wie HABERBOSCH (der übrigens die Fehler in den Beschreibungen von *M. brucei* und *insignipes* nicht bemerkt hat) sie ohne weiteres präsentieren. Auf die oben erwähnte Beschreibung BREHM's hin ist es nicht möglich, sie als eine selbständige Art aufrecht zu erhalten.

In dem vorhergehenden habe ich noch nicht die Varietät *Marænobiotus vej dovskji* MRÁZEK var. *arctica* KEILHACK erörtert.

Ich werde daher diese Varietät hier ein wenig näher betrachten.

Der Fund SCOTT's (1899) von *M. vej dovskji* MRÁZEK auf Franz-Josephs-Land scheint mir à priori zweifelhaft zu sein. Diese Art ist nämlich sonst nur in Böhmen, der Schweiz und Schottland gefunden, während es wenigstens 2 nahestehende arktische Arten gibt. Dazu kommt, dass SCOTT nur das Weibchen gefunden hat, weshalb er bei der Bestimmung die wichtigen Merkmale, die u. a. P. 3 des Männchens bieten, nicht verwenden konnte.

SCOTT sagt betreffs seiner Franz-Josephs-Land-Exemplare: "The Franz-Josef land specimens resemble those found in Scotland in almost every detail of structure: the chief difference observed is in the form of the secondary joints of the fifth thoracic feet; in the Franz-Josef land specimens this joint is subquadrangular with straight margins, as shown in fig. 17. The species is very small, the average length of the specimens is about .56 mm. to .60 mm. ( $\frac{1}{45}$  to  $\frac{1}{42}$  of an inch)."

Er sagt weiter: "After the above remarks on *Marænobiotus* had been prepared, I received from the author, Dr. JULES RICHARD, an interesting contribution to the literature of the Arctic freshwater fauna etc. In this memoirs Dr. RICHARD describes under the name of *Mesochra Brucei* an harpacticid which appears to resemble the Franz-Josef Land form referred to above; it may not, however, be the same species."

Diese Angaben beweisen, dass die Exemplare SCOTT's kleiner als sowohl *M. vej dovskji* (0,70 mm), als auch *M. brucei* (0,62—0,76 mm) und *M. insignipes* (0,64—0,74 mm) sind, welche Arten zwischen denselben Grenzen variieren.

Was das Aussehen des "secondary joints" von P. 5 anbelangt, so ist es unmöglich, sie auf diesen sehr relativen Charakter hin zu irgendeiner der drei Arten zu führen.

Geht man aber zu den Figuren SCOTT's über (Pl. 6, fig. 12—17), so



sieht man, dass A. 1 von allen diesen drei Arten abweicht, am meisten aber von *M. vej dovskiji*. Die Sinnesborste des vierten Gliedes überragt nämlich die Spitze von A. 1 bedeutend. Die Palpe von Md. hat weiter nur eine einzige Borste, die übrigen Arten 3—5. Auch Mp. 2 unterscheidet sich von den übrigen.

Ich habe dies hervorgehoben, nicht weil ich glaube, dass die Form SCOTT's in dem Bau dieser Teile von den übrigen Arten verschieden ist, sondern nur um zu zeigen, wie SCOTT's Angaben im Text und seine Figuren sich gegenseitig widersprechen. Nach dem Text stimmt seine Art "in almost every detail of structure" mit *M. vej dovskiji* überein; nach den Figuren weicht sie im Bau beinahe aller abgebildeten Teile von dieser ab.

Es dürfte daher berechtigt sein, die Identifizierung SCOTT's von dieser Form mit *M. vej dovskiji* als unrichtig zu betrachten, um so mehr als andere Tatsachen (die Verbreitung der Arten) für ihre Zugehörigkeit zu einer der bereits bekannten arktischen Arten sprechen. Nach meinem Dafürhalten *M. brucei* (RICHARD).

Dass SCOTT selbst sagt, dass seine Art mit *M. brucei* nicht identisch ist, hat hierbei nichts zu bedeuten, weil, wie ich oben gezeigt habe, die Beschreibung RICHARD's, auf die sich SCOTT stützte, in mehreren Merkmalen fehlerhaft ist.

Die Begründung KEILHACK's einer besonderen var. *arctica* auf die Beschreibung SCOTT's hin scheint mir demnach nicht motiviert zu sein. KEILHACK sagt auch in einer späteren Bemerkung: "Ich halte es für sehr unwahrscheinlich, dass die böhmische Form in Franz-Josephs-Land vorkommt; viel wahrscheinlicher ist es, dass SCOTT *M. brucei*, die in unmittelbarer Nähe weit verbreitet ist, vorgelegen hat. Eine Nachprüfung wäre auch für die Tiergeographie von grossem Interesse."

Wie ich oben zu zeigen versucht habe, muss man entweder von dieser Angabe SCOTT's ganz absehen oder seine Art als *M. brucei* betrachten.

### 3. Bestimmungsschlüssel.

Zuerst möchte ich hervorheben, dass der Vergleich KEILHACK's (1909) zwischen den verschiedenen *Marconobiotus*-Arten für *M. brucei* und *insignipes* nicht zutreffend ist, weil er (wie BREHM 1911) durch die fehlerhaften Beschreibungen dieser Arten irreführt war.

Der Bestimmungsschlüssel KEILHACK's für die Arten der Gattung *Marconobiotus* ist darum nicht ganz richtig. Die relative Länge der Furkalglieder im Verhältnis zur Länge des letzten Segmentes scheint mir auch nicht gut verwendbar, da die Länge des Segmentes dank der wechselnden Kontraktion nicht leicht sicher zu bestimmen ist.

Ich will daher folgenden neuen Bestimmungsschlüssel dieser Arten geben, nehme aber unter ihnen die zweifelhafte *M. danmarki* nicht auf. Ich halte mich hierbei hauptsächlich an die leicht wahrnehmbaren P. 1–4.

#### Weibchen.

- I. Analoperculum am Rande mit einer Reihe von Zähnen.
  1. Das Endglied des Aussenastes von P. 1 mit 5 Anhängen (Borsten und Dornen)
    - a. Das Endglied des Aussenastes von P. 2 mit einer Borste am Innenrande
      - α. Das Endglied des Innenastes von P. 4 mit 4 Borsten  
*M. vej dovskiji* MRÁZEK
      - β. Das Endglied des Innenastes von P. 4 mit 5 Borsten  
*M. insignipes* (LILLJEBORG)
    - b. Das Endglied des Aussenastes von P. 2 ohne Borste am Innenrande ..... *M. brucei* (RICHARD).
  2. Das Endglied des Aussenastes von P. 1 mit 6 Anhängen  
*M. affinis* v. DADAY
- II. Analoperculum am Rande unbewehrt ..... *M. alpinus* KEILHACK

#### Männchen.

- I. Analoperculum am Rande mit einer Reihe von Zähnen.
  1. Das Endglied des Aussenastes von P. 1 mit 5 Anhängen (Borsten und Dornen).
    - a. Das Endglied des Innenastes von P. 4 mit 2 apikalen Anhängen.
      - α. Das Endglied des Aussenastes von P. 3 mit 2 Borsten am Innenrande ..... *M. vej dovskiji* MRÁZEK
      - β. Das Endglied des Aussenastes von P. 3 mit höchstens einer Borste ..... *M. brucei* (RICHARD)
    - b. Das Endglied des Innenastes von P. 4 mit 3 apikalen Anhängen ..... *M. insignipes* (LILLJEBORG)
  2. Das Endglied des Aussenastes von P. 1 mit 6 Anhängen  
*M. affinis* v. DADAY
- II. Analoperculum am Rande unbewehrt ..... *M. alpinus* KEILHACK.

KEILHACK gibt 1908 eine Diagnose der Gattung, weshalb ich eine solche hier nicht aufnehmen werde.

Zuletzt liefere ich eine neue Beschreibung der Arten *M. brucei* (RICHARD) und *M. insignipes* (LILLJEBORG) auf zahlreichen Exemplaren von *M. brucei* aus Spitzbergen sowie Typusexemplaren und Originalpräparaten LILLJEBORG's von *M. insignipes* gegründet. Das Männchen von *M. brucei* wird zum ersten Mal beschrieben.

#### 4. Beschreibung der Arten *Maranobiotus brucei* (RICHARD) und *insignipes* (LILLJEBORG).

*Maranobiotus brucei* (RICHARD).

(Taf. III u. IV.)

*Mesochra brucei* J. RICHARD: Sur la faune des eaux douces explorées en 1898 pendant la campagne du yacht Princesse-Alice. Extr. Mem. Soc. Zool. France. 1898. Tome XI.

Weibchen.

Neue Beschreibung.

*Der Körper*, der in der Form bedeutend variiert, ist ziemlich schmal und lang und nimmt gegen die Furca kontinuierlich und langsam ab. Nur die 4 letzten Abdominalsegmente sind nahe am Hinterrande mit einer (ventral und) dorsal abgebrochenen Reihe feiner Dornen versehen. Rostrum kurz, von oben gesehen wenig vorspringend.

*A. 1* reicht ein wenig hinter die Mitte des ersten Segments. Sie ist mit 8. Gliedern versehen, von denen das 4. und 8. Glied lange hyaline (Doppel-) Sinnesborsten tragen. Die Sinnesborste des 4. Gliedes reicht ungefähr bis zur Spitze der Antenne.

*A. 2* wie *A. 2* bei *M. vej dovskij*. Die vier Borsten des kurzen Aussenastes sind aber länger.

*Md:s* rudimentäre Palpe ist mit 5 Borsten versehen (*M. vej dovskij* mit 3 Borsten).

*Ma.* mit gut entwickeltem Kauteil mit normaler Palpe.

*Mp. 1* wie bei *M. vej dovskij*.

*Mp. 2.* Das erste Glied mit einer kurzen Fiederborste, das zweite mit einer Gruppe bogenförmig geordneter Härchen. Die prehensile Klaue mit einer feiner basalen Borste.

*P. 1* wie bei *M. vej dovskij*. Die Bewaffnung der Endglieder II, I 2, 0 — 0, I 2, 0.<sup>1</sup>

*P. 2* Bewaffnung der Endglieder I, II 0, 0 — 0, I 2, 1.

*P. 3* I, II 1, 1 — 0, I 2, 2.

*P. 4* I, II 1, 1 — 0, I 2, 2. Die Innenseite des zweiten Gliedes des Aussenastes mit einer Borste, die bei den übrigen Beinpaaren nicht vorhanden ist.

*P. 5.* Die Borstenzahl sowohl an der Innenseite des proximalen Gliedes, 4—5—6, als am äusseren Gliede, 3—4, wechselt ziemlich unregelmässig. Die Borstenzahl ist doch gewöhnlich 1, 3, 5.

*Analoperculum* mit 6—10 (gewöhnlich 9) ziemlich kleinen Stacheln.

*Furca* länger als das letzte Segment. Dorsal mit einer von der Mitte des Innenrandes schräg nach aussen und hinten verlaufenden

<sup>1</sup> Vergl. S. 18.



Chitinverdickung. Die innere der drei apikalen Borsten ist sehr klein und dünn mit triangel förmiger Base. Sie geht ventral (siehe die Figur) von der grössten Borste aus und ist von der Dorsalseite aus schwer wahrzunehmen. Die Bewaffnung im übrigen zeigen die Figuren.

*Länge:* 0,62—0,76 mm. Furkalborsten ca. 0,21 mm.

*Farbe:* weisslich.

#### Männchen.

##### Originalbeschreibung.

Das Männchen weicht vom Weibchen ausser durch seine geringere Grösse und den Bau von A. 1 vor allem durch den Bau von P. 1—5, Furca etc. ab.

A. 1. Das mittlere Drittel ziemlich stark verdickt und an der Innenseite u. a. mit einer langen, hyalinen (Doppel-) Sinnesborste versehen. Das äusserste Drittel prehensil, an der Spitze mit einer kleinen Sinnesborste versehen.

P. 1 wie beim Weibchen. Die Borsten nur ein wenig kürzer. II, I 2, 0 — 0, I 2, 0.

P. 2 I, II 1, 0 — I, 2, 1.

P. 3 II, I 1, 1 — 0, 2, 0. Die Borste an der Innenseite des Endgliedes des Aussenastes fehlt zuweilen. Bisweilen findet sich eine Extra-borste an der Innenseite des zweiten Gliedes dieses Astes (= P. 4). Der Bau des Innenastes geht aus der Figur hervor. Er kann möglicherweise als dreigliedrig betrachtet werden. Sein zweites Glied trägt einen kräftigen gegen die Spitze sich abschrägenden und schwach gebogenen Ausläufer. Das Endglied trägt an der Spitze nach aussen eine grosse, typische Sinnesborste mit ziemlich langem, gebogenem Stiel und ziemlich breiter, hyaliner, äusserer Hälfte. Nach innen befindet sich eine kleine protoplasmatische Borste, die auf die Spitze zu sich verjüngt und mit feinen Härchen, die oft sehr schwer wahrzunehmen sind, versehen ist. Dieses Aussehen ist für alle die zahlreichen Exemplare, die ich untersucht habe, typisch.

P. 4 I, II 1, 1—0, 2, 0. Das zweite Glied des Aussenastes trägt an der Innenseite (= ♀) eine Borste, die im allgemeinen bei P. 1—3 nicht vorhanden ist.

P. 5. Die Borsten des distalen Gliedes sind bei allen von mir untersuchten Exemplaren stets vier, die des inneren Teiles des proximalen Gliedes gewöhnlich zwei, von denen die innere länger ist. In einem vereinzeltten Falle habe ich hier drei Borsten beobachtet. Die Borstenzahl von aussen nach innen ist also 1, 4, 2—3, gewöhnlich 1, 4, 2.

*Analoperculum* mit wenigeren Stacheln als bei dem ♀. Die Dornenzahl gewöhnlich sechs, kann aber auch 4, 5, 7 sein.

*Furca.* Die kleine innere Apikalborste ist leicht wahrzunehmen, ohne triangel förmige Base (vergl. ♀).

*Länge:* ca. 0,50—0,52 mm. Furkalborsten 0,20—0,27 mm.

*Farbe:* = ♀.

*Fundorte:* *M. brucei* kommt in beinahe allen kleinen Süßwasseransammlungen, die ich auf Spitzbergen untersucht habe, unter Moos- und Ufervegetation allgemein vor. Nach RICHARD (1898) vorher teils auf Spitzbergen, teils auf der Bären-Insel gefunden. Nach BREHM (1911) auf N. O. Grönland (?). Nach JOHANSEN (1911) und HABERBOSCH (?) (1916) auf Grönland. Wahrscheinlich ist es auch diese Art, die SCOTT (1899) auf Franz-Josephs Land gefunden hat (siehe oben S. 21—22).

*Bemerkungen:* *M. brucei* ist zuerst von RICHARD (1898) unter dem Namen *Mesochra brucei* beschrieben. RICHARD beschreibt aber nur das Weibchen und nimmt einige Merkmale unrichtig auf. Die Mundteile mit Ausnahme von Md. sind von RICHARD nicht beschrieben. Das Männchen war vorher unbekannt.

### ***Marænobiotus insignipes* (LILLJEBORG).**

(Taf. V.)

*Canthocamptus insignipes* LILLJEBORG: Synopsis sp. h. usq. in aqu. dulc. Sueciæ obs. fam. Harpacticidarum, p. 53—56. Tab. IV, fig. 1—5. K. V. A:s Handl. Bd. 36. Nr. 1. Sthlm 1902.

### **Neue Beschreibung.**

#### **Weibchen.**

*Körper* ziemlich schmal und lang, nach hinten sich sanft abschlängelnd. Nur die drei vorletzten Abdominalsegmente mit einer dorsal nicht abgebrochenen Reihe kleiner Dornen nahe dem Hinterrande versehen. An der Dorsalseite des zweitletzten Segments sind die Dornen in der Mitte oft schwer wahrzunehmen und können bei einigen Exemplaren hier sogar ganz fehlen. An den vorderen Abdominalsegmenten ist diese Dornenreihe auch median immer deutlich. Am Hinterrande des letzten Segments des Vorderkörpers und des ersten des Hinterkörpers sieht man seitlich eine dorsal abgebrochene Reihe feiner Härchen. Rostrum kurz, wenig vorspringend.

*A. 1* wie bei *M. brucei*. Reichen bis ein wenig hinter der Mitte des ersten Segments.

*A. 2* wie bei *M. brucei*. Nebenast mit 4 Borsten.

*Md.* wie bei *M. brucei*. Der rudimentäre Nebenast mit 5 Borsten.

*Mx., Mp. 1, Mp. 2* = *M. brucei*.

*P. 1* II, I 2, 0 — 0, I 2, 0 wie bei *M. vej dovskij* und *brucei*.

*P. 2* II, I 1, 1 — 0, I 2, 1.

*P. 3* I, II 1, 2 — I, 2, 2. Wie bei *M. vej dovskij* aber nicht *brucei*.

*P. 4* I, II 1, I — 1, 2, 2. Das zweite Glied des Aussenastes trägt am Innenrande eine Borste im Gegensatz zu *P. 1—3*.

*P. 1—4* sind übrigens dadurch ausgezeichnet, dass die Endglieder der Innenäste länger und nicht so sanft abgerundet sind wie bei den übrigen Arten (siehe Taf. V).

*P. 5.* Das distale Glied trägt 3, der Innenteil des proximalen 5 Borsten bei den von mir untersuchten Exemplaren. Von aussen also 1, 3, 5.

*Analoperculum* mit 9—15 (gewöhnlich 12—14) längeren oder kürzeren Dornen.

*Furca.* Die innere, kleine Apikalborste an der Innenseite der grösseren befestigt, leicht wahrzunehmen und ohne trianguläre Base. Die Bewehrung ist übrigens aus der Figur ersichtlich und besteht aus zahlreichen, kurzen Stacheln an der Rückenseite.

*Länge:* 0,641—0,745 mm. Furkalborsten gewöhnlich ca. 0,27 mm.

*Farbe:* weisslich.

#### Männchen:

Weicht vom Weibchen ausser durch seine geringere Grösse und den Bau von *A. 1* vor allem durch den Bau von *P. 1—4* ab.

*A. 1* wie bei *M. brucei*.

*P. 1* wie bei dem Weibchen II, I 2, 0 — 0, I 2, 0.

*P. 2* I, II 1, 1 — I, 2, 1.

*P. 3* II, I 1, 2 — 0, 2, 0. Das zweite Glied des Innenastes mit einem starken, schwach gebogenen, spitzigen Fortsatz. Das dritte Glied mit zwei Borsten, von denen die äussere, längere nicht wie bei *M. brucei* eine gewöhnliche Sinnesborste zu sein scheint, obwohl der äussere Teil bisweilen ein wenig breiter ist. Die innere Borste ist wie bei *M. brucei* kürzer, hyalin, protoplasmatisch, auf die Spitze zu mit feinen Härchen versehen.

*P. 4* I, II 1, 1 — 0, I 2, 0. Das Endglied des Innenastes trägt also drei Borsten, während *M. vej dovskyi* und *brucei* nur zwei tragen. Das zweite Glied des Aussenastes am Innenrande mit einer Borste versehen (= ♀).

*P. 5.* Das distale Glied immer mit 4 Borsten, der Innenteil des proximalen mit zwei, von denen die innere länger ist. Von aussen also 1, 4, 2.

*Analoperculum:* Mit wenigeren Dornen als bei dem Weibchen. Die Zahl der Dornen ca. 10.

*Länge:* ca. 0,57 mm, Furkalborsten 0,35 mm.

*Farbe:* = ♀.

*Fundorte* (nach LILLJEBORG): Porsanger im norwegischen Finnmar-



ken, 1887; Kap Sopotschnaja Korga in der Nähe der Mündung von Jenissej 1875. Nur in Süßwasser. Nach HABERBOSCH (1916) auf Grönland (?).

### III. Fam. Tachidiidæ.

#### 1. Historische Übersicht.

Das Genus *Tachidius* wurde 1853 von LILLJEBORG aufgestellt, der die Art *T. brevicornis* (O. F. MÜLLER) beschrieb. Er synonymisiert diese Art mit *Cyclops brevicornis* O. F. MÜLLER: Zool. Danicæ Prodrömus Nr. 2414, 1776 und "Entomostraca etc." p. 118, 1785 und mit ("an femina") *Cyclops crassicornis* O. F. MÜLLER, "Entomostraca etc." p. 113, tab. XVIII, fig. 15—17, ?1785.

GIESBRECHT zeigt aber 1881, im Hinweis auf STRÖM (1765), in sehr klarer und eingehender Weise, dass diese Synonymisierung LILLJEBORG's unrichtig ist. Er sagt auch, dass LILLJEBORG demnach seiner Art den Namen *brevicornis* mit Unrecht gegeben habe, und bezeichnet darum die von LILLJEBORG 1853 beschriebene *Tachidius*-Art mit dem neuen Namen *Tachidius discipes* GIESBRECHT.

In späterer Zeit werden diese beiden Namen von verschiedenen Verfassern durcheinander benutzt. So benennt z. B. BOECK (1864), BRADY (1868, 1880 etc.), THOMPSON (1889, 1893 etc.) die Art *Tachidius brevicornis* (MÜLLER), während SCOTT (1890 etc.) sie als *Tachidius discipes* GIESBRECHT bezeichnet.

G. O. SARS (1909) sagt aber, dass, wenn die Synonymisierung LILLJEBORG's unrichtig ist, sie den Namen *Tachidius brevicornis* LILLJEBORG haben muss. Leider widerspricht dieses Verfahren den 1905 festgestellten Nomenklaturregeln, wo es in Art. 31 heisst: "Doch kann ein Artname, der zweifellos auf einem Irrtum in der Identifizierung beruht, für die irrtümlich bestimmte Art nicht beibehalten werden, selbst wenn die Arten später in verschiedene Gattungen versetzt werden."

Der Name muss also *T. discipes* GIESBRECHT sein.

*Tachidius discipes* ist von verschiedenen Forschern in salzigem oder brackischem Wasser wiedergefunden. So von BOECK (1864) und SARS (1903—11) im Christianiafjorde, von BRADY (1878 etc.), THOMPSON (1889 etc.) und SCOTT (1890 etc.) an den Küsten Grossbritanniens, von GIESBRECHT (1881) in der Kielerförde, von TIMM (1894 etc.) in der südöstlichen Nordsee und der Elbe, von KLIE (1913) in der Unter-Weser und (1913 a) im Bremerhaven, von CANU (1892) an den Küsten Frankreichs und von SCOTT (bei NORMAN 1903) in dem östlichen Finnmarken.

GIESBRECHT (1881) (♀) und SARS (1903—11) bringen gute Beschreibungen.

Im Jahre 1866 beschreibt CLAUS in "Die Copepoden-Fauna von Nizza" eine neue *Tachidius*-Art, die er *T. minutus* nennt. Schon 1881 spricht aber GIESBRECHT die Vermutung aus, dass diese *Tachidius minutus* CLAUS bei *Bradya* oder *Robertsonia* einzureihen ist, und POPPE sagt 1885, dass sie ohne Zweifel zu dem Genus *Ectinosoma* gehört.

Geht man, um dies zu entscheiden, zu der von CLAUS gegebenen Beschreibung, so wird man sofort finden, dass CLAUS seine neue Art unter dem Genus *Tachidius* eingereiht hat, weil diese von LILLJEBORG aufgestellte Gattung die einzige war, die sämtliche P. 1—4 von gleichem Bau, mit dreigliedrigen äusseren sowie inneren Ästen, hatte. Das von BOECK (1864) aufgestellte Genus *Ectinosoma* war ihm wahrscheinlich nicht bekannt. (Die Abhandlung BOECK's ist in norwegischer Sprache geschrieben.)

Wenn man nun die Beschreibung CLAUS' prüft, die klar und exakt scheint, findet man, dass seine Art offenbar zu der Familie *Ectinosomidae* gehört. Es zeigt sich dies u. a. daran, dass der Innenast von P. 1 bedeutend länger ist als der äussere Ast, dass der basale Teil von A. 1 sehr dick, A. 1 sehr kurz und z. T. von einem vorschiebenden Rostrum bedeckt ist, und dass der äussere Zweig von A. 2 von dem für *Ectinosoma* und *Pseudobradya* typischen Aussehen ist, wie auch durch den Bau der Mandibeln und Maxillen und P. 5.

Obwohl die von CLAUS gegebene Beschreibung von P. 5 zeigt, dass er die proximalen und distalen Glieder unrichtig aufgefasst hat, zeigen doch die Figuren deutlich, dass man ein vollkommen typisches *Ectinosomiden*-P. 5 vor sich hat.

Leider fehlen Figuren von Mp. 1 und Mp. 2. Es ist daher unmöglich zu entscheiden, ob die Art zum Genus *Ectinosoma* BOECK oder *Pseudobradya* G. O. SARS zu führen ist. Wenn das dritte Extremitätenpaar auf Taf. 4 Fig. 1 ("Weibchen in seitlicher Lage mit Eiersäckchen") als Mp. 1 anzusehen ist, und dieses Mp. 1 korrekt gezeichnet ist, zeigt sein Bau jedoch, dass die Art zum Genus *Ectinosoma* gehört. Die geringe Grösse der Art und der Bau von P. 5, wenn es richtig wiedergegeben ist, zeigen weiter, dass diese *Ectinosoma*-Species mit keiner anderen Art identisch ist und also *Ectinosoma minutum* (CLAUS) genannt werden muss.

Im Jahre 1881 beschreibt POPPE eine neue *Tachidius*-Art, die er *Tachidius littoralis* nennt. Die Beschreibung POPPE's, die ich durch Vergleichung von Exemplaren LILLJEBORG's kontrolliert habe, ist im Grossen und Ganzen korrekt. Er bezeichnet doch unrichtig (Taf. VI, Fig. 1 b) die Anhänge des Genitalsegmentes des ♂ als P. 5 und sagt von P. 5 selbst: "das letzte Cephalothorax-Segment trägt an der Unterseite sechs grössere Borsten, von denen die zweite und fünfte befiedert sind". Wenn

man dies zur Übereinstimmung mit den wahren Verhältnissen ändert, ergibt sich, dass P. 5 bei dem ♂ sehr klein, und mit 3 Borsten versehen ist, von denen nur die mittlere feine Seitenhärchen trägt.

Diese Art, *Tachidius littoralis* POPPE, unterscheidet sich bedeutend schärfer von den übrigen *Tachidius*-Arten, *Tachidius discipes* GIESBRECHT, *incisipes* KLIE, *longicornis* MIHI und *spitzbergensis* MIHI als diese untereinander. Z. B. sind bei *T. littoralis* die basalen Glieder in sowohl dem äusseren als inneren Zweig von P. 1—4 sehr klein, P. 5 auch sehr klein mit wenigen Borsten und A. 1 des ♀ von ganz verschiedenem Bau. Dazu kommt, dass P. 2 des ♂ weniger verändert ist als bei den übrigen Arten. *T. littoralis* zeigt auch noch weitere kleinere Verschiedenheiten den anderen Arten gegenüber.

THOMPSON findet diese Art (1889, 1893) an den Küsten Grossbritanniens in brackischem Wasser wieder, SCOTT beschreibt sie (1892) als eine neue Art *T. crassicornis* aus Schottland, identifiziert aber später (1901) diese Art mit *T. littoralis* POPPE. Sowohl THOMPSON als SCOTT liefern schlechte Abbildungen von dieser Form. 1903 gibt SCOTT (bei NORMAN) sie aus dem östlichen Finnmarken an. KLIE findet sie (1913) in der Unter-Weser und (1913 a) im Bremerhaven. Sie scheint eine wahre Brackwasser-Art zu sein.

POPPE (1881) und KLIE (1913) geben gute Beschreibungen.

Im Jahre 1881 beschreibt CHAMBERS "two new species of Entomos-traca" und benennt die eine dieser Arten *Tachidius? fonticola*. Die Beschreibung, die nur in einem Hinweis auf die Figuren besteht ("The armature as to spines, etc. is sufficiently given in the figures") bringt doch eher einen Nachweis über den Optimismus des Verfassers als dass sie jemand in den Stand setzt, etwas sicheres über den Bau des Tiers auszusagen. Die Figuren sind in einer sehr eigentümlich stilisierten Weise gezeichnet und haben nur sehr unbedeutende Ähnlichkeit mit den Teilen eines Copepods, die sie vorstellen sollen. Es ist überhaupt unmöglich, an der Hand der Beschreibung die neue Art CHAMBERS' zu berücksichtigen.

Wenn die Figuren, die P. 5 vorstellen sollen, nur annähernd richtig sind, ist es doch klar, dass wir keine *Tachidius*-Art vor uns haben.

Dafür spricht auch, dass die Art in Quellen mitten im Lande gefangen wurde, während alle übrige *Tachidius*-Arten reine Küstenformen sind.

1913 beschreibt KLIE eine neue *Tachidius*-Art aus der Unter-Weser, *T. incisipes* (nur das Weibchen), die von den anderen vor allem durch die langen, 9-gliedrigen ersten Antennen und den Bau von P. 5 abweicht.

Wenn man also die von CLAUS und CHAMBERS aufgestellten Arten *T. minutus* CLAUS und *T. fonticola* CHAMBERS streicht, bleiben folgende *Tachidius*-Arten übrig:



*Tachidius discipes* GIESBRECHT (= *T. brevicornis* LILLJEBORG),  
 „ *littoralis* POPPE (= *T. crassicornis* SCOTT),  
 „ *incisipes* KLIE.

Zu diesen kommen meine drei unten beschriebenen, neuen Arten:

*Tachidius spitzbergensis*,  
 „ *longicornis*  
 und „ *arcticus*.

Von den zwei ersteren dieser Arten gebe ich Beschreibungen sowohl vom Weibchen als vom Männchen, von der letzten nur vom Männchen.

Zuerst werde ich aber einen Bestimmungsschlüssel der bisher bekannten *Tachidius*-Arten geben. Er fusst auf den am leichtesten wahrnehmbaren Merkmalen in A. 1, A. 2, P. 1 und Operculum anale beim Weibchen, P. 3 und P. 5 beim Männchen.

## 2. Bestimmungsschlüssel.

### Weibchen.

Das Weibchen von *T. arcticus* MIHI unbekannt. Diese Art gehört jedoch ohne Zweifel der *discipes* – *spitzbergensis*-Gruppe. Siehe das Männchen.

- I. A. 1 kurz, siebengliedrig mit zahlreichen kurzen, einseitig behaarten Fiederborsten.
  1. Das Endglied des Aussenastes von P. 1 mit fünf Anhängen, davon zwei Dornen am Aussenrande. Der Aussenast von A. 2 mit drei Borsten.
    - a. Operculum anale bedornt ..... *T. discipes*.
    - b. Operculum anale unbedornt ..... *T. spitzbergensis*.
  2. Das Endglied des Aussenastes von P. 1 mit sechs Anhängen, davon drei Dornen am Aussenrande. Der Aussenast von A. 2 mit vier Borsten ..... *T. littoralis*.<sup>1</sup>
- II. A. 1 ziemlich lang, neungliedrig mit nur wenigen, kurzen einseitig behaarten Fiederborsten. (Das Endglied des Aussenastes von P. 1 mit sechs Anhängen davon drei Dornen am Aussenrande. Operculum anale bedornt).
  1. Der Aussenast von A. 2 mit fünf Borsten ..... *T. longicornis*.
  2. Der Aussenast von A. 2 mit sechs Borsten ..... *T. incisipes*.

<sup>1</sup> Ausserdem durch sehr kurze Basalglieder der P. 1–4 gekennzeichnet.

## Männchen.

Das Männchen von *T. incisipes* KLIE unbekannt.

- I. Das zweite Glied des Innenastes von P. 3 mit einer starken dornartig ausgezogenen, distalen Verlängerung. Das Endglied dieses Astes mit sehr schmaler Base am zweiten Gliede befestigt.
  1. Dieses Endglied nur mit drei distalen Borsten.
    - a. P. 5 mit sieben Borsten und Dornen ..... *T. discipes*.
    - b. P. 5 mit sechs Borsten und Dornen..... *T. spitzbergensis*.
  2. Dieses Endglied mit drei distalen Borsten und einer lateralen Fiederborste am Innenrande. (P. 5 mit sieben Borsten und Dornen.) ..... *T. arcticus*.
- II. Die zwei letzten Glieder des Innenastes von P. 3 normal gebaut.
  1. Das Endglied dieses Astes trägt ausser den gewöhnlichen Borsten und Dornen distal eine sehr kurze, eigentümlich geformte Borste. P. 5 mit drei Borsten und Dornen..... *T. littoralis*.<sup>1</sup>
  2. Das Endglied dieses Astes trägt ausser den gewöhnlichen Borsten und Dornen distal zwei sehr kurze, eigentümlich geformte Borsten, von denen die äussere an der Spitze fein behaart ist. P. 5 mit fünf Borsten und Dornen ..... *T. longicornis*.

### 3. Beschreibung der neuen Arten *Tachidius spitzbergensis*, *longicornis* und *arcticus*.

*Tachidius spitzbergensis* n. sp.

(Taf. VI u. VII.)

## Weibchen.

*Körper:* Der breite Vorderkörper von dem sich nach rückwärts stark verjüngenden Hinterkörper scharf (cyclopsartig) abgesetzt. Rostrum kurz, ein wenig vorspringend. Die drei ersten Cephalothoraxsegmente am ganzen Hinterrande mit einer Reihe feiner Dornen. Bei den übrigen Segmenten ist diese Dornenreihe auf die Ventralseite beschränkt und geht dorsalwärts in eine Reihe winziger Zähnen über. Die drei letzten Abdominalsegmente tragen ausserdem einen medianen, ventralen Halbkreis feiner Härchen, das Genitalsegment einige Gruppen feiner Dornen und Härchen.

*A. 1* kurz, siebengliedrig mit zehn einseitig stark behaarten Borsten, deren Anordnung aus der Figur hervorgeht. Hyaline (Doppel-) Sinnesborsten am 4. und 7. Gliede. Sie gleicht *A. 1* von *T. discipes*, der Sinneskolben am 4. Gliede erreicht aber nicht die Antennenspitze.

<sup>1</sup> Ausserdem durch sehr kurze Basalglieder der P. 1—4 gekennzeichnet.

A. 2. Der Aussenast kürzer als das proximale Glied des Innenastes, zweigliedrig und mit drei Borsten versehen.

Md. und Mx. ähneln diesen Mundteilen bei *T. discipes*. Ihre Form ist am besten aus den Figuren zu ersehen. Mandibularzähnnchen kurz.

Mp. 1 dreigliedrig. Das erste Glied mit drei borstentragenden Papillen, das zweite mit einem starken Dorn.

Mp. 2. Das äussere prehensile Glied mit seinem Dorn kaum länger als das vorletzte Glied.

P. 1—4 = *T. discipes*. Das Aussehen von P. 1 geht aus der Figur hervor. Das Endglied des Aussenastes mit zwei Dornen am Aussenrande.

P. 5 eine einfache, abgerundet viereckige Scheibe mit acht Borsten, von denen die äusserste und drittäusserste sehr feine und unbehaarte Borsten, die übrigen mit feinen Seitenhärcchen versehene dornartige Borsten sind.

*Operculum anale* ohne Dornen oder Zähnnchen am Hinterrande. Die sehr feinen Härcchen der Figur sitzen an der Unterseite des Operculums.

*Furkalglieder* von dem bei dieser Gattung gewöhnlichen Bau. Die Aussenrandborste nahe an der Base der Furca.

*Länge*: Weibchen aus Süsswasser 0,71—0,81 mm, aus Brackwasser 0,91 mm. Furkalborsten =  $\frac{2}{5}$  der Körperlänge.

*Farbe*: weisslich hyalin.

#### Männchen.

Das Männchen unterscheidet sich vom Weibchen durch den Bau von A. 1, P. 2, P. 3, P. 5 und dem Analoperculum, teils durch die etwas schlankere Körperform.

A. 1 erinnert an *T. discipes* ♂. Sie haben eine starke muskulöse Anschwellung und einen spitzigen krallenförmigen Endabschnitt. Drei hyaline Sinnesborsten sind vorhanden. Siehe übrigens die Figur.

P. 2. Das Endglied des Aussenastes nach innen biegsam (prehensil) an der Spitze mit einem kurzen und einem ungewöhnlich starken Dorn versehen.

P. 3. Das zweite Glied des Innenastes mit einer starken, spitzig dreieckigen, dornartigen distalen Verlängerung und an der oberen, inneren Ecke mit einem dicken, kurzen Dorn und zwei feinen Fiederborsten. Das Endglied dieses Astes ist mit einer sehr schmalen Base an diesem zweiten Gliede befestigt und trägt am Ende zwei Fiederborsten, von denen die innere dornartig ist, und eine sehr feine, unbehaarte Borste zwischen denselben.

P. 5 eine einfache, schief halbkreisförmige Scheibe mit sechs Borsten. N:o 1, 2, 3, 5 von innen sind dornartig mit kurzen Seitenhärcchen, N:o 4 u. 6 sehr feine, unbehaarte Borsten.

*Anhänge des Genitalsegmentes*. Von innen zwei mit kurzen Seiten-



härchen versehene dornartige Borsten, von denen bald der innere, bald der äussere länger ist, und eine sehr feine unbehaarte Borste.

Das *Operculum anale* im Gegensatz zu demselben bei dem Weibchen mit ca 16 ziemlich langen Dornen nahe am Hinterrande.

*Länge:* 0,76—0,84 mm.

*Fundorte:* Ziemlich zahlreiche Exemplare sind teils in Süsswasser bei Advent Bay (Eisfjord), teils in Brackwasser bei Klaas Billen Bay (Eisfjord) auf Spitzbergen gefunden worden.

*Bemerkungen.* Diese neue Art steht *T. discipes* GIESBRECHT sehr nahe, was z. B. der Bau von A. 1 und A. 2 des Weibchens, P. 2 und P. 3 des Männchens deutlich zeigt. Sie ist am leichtesten von dieser Art durch das unbedornete *Operculum anale* beim Weibchen und den Bau von P. 5 der beiden Geschlechter zu trennen.

Wie aus der Figur hervorgeht, packt das Männchen bei der Kopulation das noch nicht erwachsene Weibchen mit den ersten Antennen am Hinterrande des ersten Cephalothoraxsegmentes und nicht, wie es unter den Harpacticiden gewöhnlich ist, an der Base der Furkalborsten.

***Tachidius longicornis* n. sp.**

(Taf. VII u. VIII.)

**Weibchen.**

*Körper.* Der breite Vorderkörper von dem sich nach rückwärts stark verjüngenden Hinterkörper scharf (cyclopsartig) abgesetzt. Rostorum kurz, ein wenig vorspringend. Alle Segmente mit Ausnahme des letzten des Vorderkörpers (zweitletzten des Cephalothorax) und des darauf folgenden sind am ganzen Hinterrande mit feinen Dornen versehen. Die zwei letzten Cephalothoraxsegmente tragen dorsalwärts sehr winzige Zähnchen anstatt solcher Dornen. Die drei letzten Abdominalsegmente ausserdem mit einem ventralen Halbkreis feiner Härchen.

*A. 1* wie bei *T. incisipes* neungliedrig. Das 7. u. 8. Glied sehr kurz. Das 4. und 9. Glied tragen hyaline (Doppel-) Sinnesborsten.<sup>1</sup> Nur am 8. u. 9. Gliede finden sich solche einseitig befiederte Borsten, die bei *T. discipes* und *spitzbergensis* so gewöhnlich sind.

*A. 2* mit kürzerem zweigliedrigen Aussenast als das proximale Glied des Innenastes und mit fünf Borsten versehen.

*Md.* mit längeren Zähnchen als bei *T. spitzbergensis*.

*Mx.* und *Mp. 1* stimmen mit diesen Teilen bei *T. spitzbergensis* ziemlich nahe überein. Siehe übrigens die Figuren.

*Mp. II.* Das äussere prehensile Glied und sein Dorn sehr lang und länger als das zweitletzte Glied.

<sup>1</sup> KLIE (1916) gibt bei *T. incisipes* einen Sinneskolben nur am 4. Gliede an. Zweifelsohne ist auch ein Sinneskolben am Endgliede, wie bei allen übrigen Arten, vorhanden.

*P. 1* wie bei *T. incisipes*. Er weicht also von der vorigen *Tachidius*-Art durch drei (nicht nur zwei) Dornen an der Aussenseite des Endgliedes des Aussenastes ab.

*P. 2—4* wie bei den übrigen Arten.

*P. 5* erinnert an *P. 5* bei *T. incisipes*, die distale Einbuchtung ist aber nicht so tief. Er trägt neun Borsten, von denen von Innen N:o 1, 2, 3, 4, 5, 7 u. 8 dornartig und mit kurzen Seitenhärcchen versehen sind, N:o 6 u. 9 sehr fein, unbehaart. Die Gruppierung dieser Borsten geht aus der Figur hervor.

*Operculum anale* mit ca. 14 ziemlich kurzen Dörnchen nahe am Hinterrande.

*Furkalglieder* von dem bei dieser Gattung gewöhnlichen Bau. Die Aussenrandborste nahezu an der Mitte der Furca.

*Der Eiballen* ist gross und überragt das Furkalende.

*Länge*: Weibchen aus Süsswasser 0,76—0,81 mm, aus Brackwasser 1,00—1,06 mm. Furkalborsten = ca.  $\frac{1}{2}$  der Körperlänge.

*Farbe*: weisslich hyalin.

#### Männchen.

Das Männchen unterscheidet sich vom Weibchen teils durch seine geringere Grösse, teils durch den Bau von A. 1, P. 2, P. 3 und P. 5.

*A. 1* erinnert an *T. spitzbergensis*. Die drei Sinneskolben in derselben Weise plaziert.

*P. 2*. Das Endglied des Aussenastes nach innen biegsam (prehensil) mit einem kurzen und einem ungewöhnlich starken Dorn am Ende versehen.

*P. 3*. Das Endglied des Innenastes distal mit einer gewöhnlichen Fiederborste und zwei kurzen, eigentümlichen Borsten. Die längere, äussere dieser Borsten gegen das Ende mit zahlreichen feinen Härcchen, die kürzere stumpf, unbehaart, mit zwei seitlichen Anschwellungen.

*P. 5*. Kleine schief abgerundete Scheibe mit fünf Borsten, N:o 1, 2, 4 von innen dornartig mit kurzen Seitenhärcchen versehen, N:o 3 u. 5 sehr fein, unbehaart.

*Anhänge des Genitalsegmentes*. Von innen zwei mit kurzen Seitenhärcchen versehene, dornartige, und eine unbehaarte, sehr feine Borste.

*Länge*: Männchen aus Süsswasser 0,75—0,76 mm, aus Brackwasser 0,92 mm.

*Fundorte*: Ziemlich zahlreiche Exemplare sind teils in Süsswasser bei Advent Bay und Esmarks Gletscher (Eisfjord) und Credners Moräne (Bellsund), teils in Brackwasser bei Green Harbour und Klaas Billen Bay (Eisfjord) auf Spitzbergen gefunden worden.

*Bemerkungen*. Diese neue Art, die ich nach den langen ersten Antennen des Weibchens benannt habe, kommt *T. incisipes* KLIE sehr nahe, ist aber von dieser durch ihre bedeutendere Grösse und den Bau von A. 2 leicht zu trennen (Weibchen).

**Tachidius arcticus** n. sp.

(Taf. II.)

**Männchen.**

Von dieser neuen Art kenne ich nur ein Männchen. Da es in einer Probe mit *T. longicornis* vorkam, entdeckte ich erst nach der Dissektion, die nicht besonders behutsam ausgeführt wurde, dass es nicht zu dieser Art gehörte. Da einige Teile bei der Dissektion beschädigt wurden, kann ich keine vollständige Beschreibung geben. Die Beschreibung ist jedoch ausreichend, um diese Art von den anderen *Tachidius*-Arten deutlich zu unterscheiden.

*Körperform* etc. unbekannt.

*A. 1* wie *A. 1* bei *T. spitzbergensis* gebaut.

*A. 2* unbekannt.

*Md.* wie *Md.* bei *T. spitzbergensis*.

*Mx.* wie *Mx.* bei *T. spitzbergensis*.

*Mp. 1* wie *Mp. 1* bei *T. spitzbergensis*.

*Mp. 2.* Das prehensile Endglied und seine Klaue länger als das zweitletzte Glied. Endklaue wellig gekrümmt.

*P. 1.* Das Endglied des Aussenastes mit fünf Anhängen, von denen die zwei äusseren dornartig sind.

*P. 2.* Das Endglied des Aussenastes nach innen biegsam (prehensil). Der innere der zwei distalen Dornen stark.

*P. 3.* Das zweite Glied des Innenastes mit einer dornartig ausgezogenen, spitzigen distalen Verlängerung, einem sehr kleinen Dorn und zwei kleinen Fiederborsten an der oberen, inneren Ecke. Das Endglied dieses Astes, mit sehr schmaler Base am dem vorigen befestigt, trägt distal zwei Fiederborsten und eine feine, unbehaarte Borste zwischen denselben und ausserdem eine gewöhnliche Fiederborste am Innenrande.

*P. 5.* Eine schief halbkreisförmige Scheibe mit sieben Borsten. N:o 1, 2, 3, 4 u. 6 von Innen sind dornartig, jederseits mit kurzen Seitenhäarchen, N:o 5 u. 7 sehr fein, unbehaart.

*Anhänge des Genitalsegments.* Von innen zwei bis drei dornartige, behaarte und eine sehr feine unbehaarte Borste.

*Operculum anale* mit 21 Dörnchen nahe am Hinterrande.

*Furkalglieder* von dem bei dieser Gattung gewöhnlichen Bau, die apikalen Seitenborsten nur ein wenig feiner. Die Aussenrandborste nahe an der Base der Furca.

*Länge:* unbekannt.

*Fundorte:* Ein Männchen in Brackwasser bei Green Harbour (Eisfjord) auf Spitzbergen mit *T. longicornis*, *Microsetella norvegica*, *Calanus finmarchicus* u. a. zusammen gefunden.

*Bemerkungen:* Durch den Bau von *P. 3*, *P. 5* und *Operculum anale* ist diese neue Art leicht von der nahestehenden *T. discipes* und *spitzbergensis* zu trennen (Männchen).



## Literaturverzeichnis.

1864. BOECK, A. Oversigt over de ved Norges Kyster iagttagne Copepoder henhørende til Calanidernes, Cyclopidernes og Harpacticidernes Familier. Vidensk.-Selskab. Forhandl. Christiania.
1872. ———, Nye Slægter og arter af Saltvands-Copepoder. Ibid.
1868. BRADY, G. S. On the crustacean fauna of the Salt-Marshes of Northumberland and Durham. Trans. Nat. Hist. Northumberland and Durham. V. III.
1869. ———. Contributions to the Study of the Entomostraca. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 4. Vol. III.
1872. ———. Contributions to the Study of the Entomostraca. Ibid. Ser. 4. Vol. 10. London.
- 1878—1880. ———. A Monograph of the Free und Semi-Parasitic Copepoda of the British Islands. 3 Vol. London (Ray Soc.).
1883. ———. Report on the Copepoda coll. by H. M. S. 'Challenger' during the years 1873—76. Rep. Sci. Results, Voy. Challenger. Zool. Vol. 8.
1896. ———. On Entomostraca coll. in Solway District and at Seaton Sluice, Northumberland, during the Summer of 1894. Trans. Nat. Hist. Northumberl., Durham. Vol. 13.
1902. ———. On Copepoda and other Crustacea taken in Ireland and on the North East Coast of England. Ibid. V. 14.
1906. ———. On the Crustacean fauna of a salt-water pond at Amble. Ibid. New Ser., Vol. 1.
1873. ——— and ROBERTSON, D. Contrib. to the Study of the Entomostraca. N:o VIII. On the Marine Copepoda taken in the West of Ireland. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 4. Vol. 12.
1911. BREHM, V. Die Entomostraken der Danmark-Expedition. Danmarkeks-  
peditionen till Grønlands Nordostkyst 1906—1908. Bd. 5. N:o 5.  
Medd. Grönl. 45. København.
1913. ———. Über die Harpacticiden Mitteleuropas. Arch. Hydrobiol. u. Plank-  
tonkunde. Bd. 8. (1912—1913.)
1910. BROCH, HJ. Das Plankton der schwedischen Expedition nach Spitzbergen  
1908. Teil 1. Das Plankton des Eisfjordes während der schwe-  
dischen Expedition nach Spitzbergen 1908. Zool. Ergebn. schwed.  
Exp. Spitzb. 1908. T. 1. Hydrographie und Plankton. Kungl.  
Svenska Vetenskapsakad. Handl. Bd. 45. No. 9.
1892. CANU, E. Les Copépodes du Boulonnais.
1883. CHAMBERS, V. T. Two New Species of Entomostraca. Journ. Cincinn.  
Soc. Nat. Hist. 4.
1862. CLAUS, C. Die frei lebenden Copepoden, mit bes. Berücksichtigung der  
Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres. Leipzig.
1866. ———. Die Copepoden-Fauna von Nizza. Marburg und Leipzig.

1903. V. DADAY, E. Mikroskopische Süßwasserthiere aus Turkestan. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 19.
1904. DOUWE, C. VAN. Zur Kenntniss der Süßwasserharpacticiden Deutschlands. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 18.
1904. EKMAN, S. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nord-schwedischen Hochgebirge. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 21.
1881. GIESBRECHT, W. Vorläufige Mittheilung aus einer Arbeit über die freilebenden Copepoden des Kieler Hafens. Zool. Anz. Bd. IV.
1882. ——. Die freilebenden Copepoden der Kieler Förde. Jahresber. der Comm. zur wiss. Unters. der deutsch. Meere in Kiel. IV.
1889. ——. Pelagische Copepoden. Beiträge zur Fauna Spitzbergens. Arch. f. Naturgesch. IV.
1887. DE GUERNE, J. Sur les genres *Ectinosoma* Boeck et *Podon* Lilljeborg, à propos des deux entomostracés (*Ectinosoma atlanticum* G. S. Brady et Robertsson, et *Podon minutus* G. O. Sars), trouvés à la Cologne dans l'estomac des sardines. Extr. Bull. Soc. Zool. de France. Tom. XII.
1916. HABERBOSCH, P. Über arktische Süßwasser crustaceen. Zool. Anz. Bd. 47.
1911. JOHANSEN, FR. Freshwater Life in North-east Greenland. Danmark-Eksped. til Grønlands Nordostkyst 1906—1908. Bd. V. N:o 6. Medd. Grønland. 45. København.
1909. KEILHACK, L. Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserfauna der Dauphiné-Alpen. Arch. Hydrobiol. Planktonkunde. Bd. 4.
1913. KLIE, W. Die Copepoda Harpacticoida des Gebietes der Unter- und Ausenweser und der Jade. Sep. Schrift. Ver. Naturk. Unterweser. III. Geestemünde.
- 1913 a. ——. Die Crustaceen-Fauna des Alten Hafens zu Bremerhaven. Int. Rev. Hydrobiologie. Biol. Suppl. Ser. 6. 1913—1914.
1853. LILLJEBORG, W. De Crustaceis ex ordinibus tribus: Cladocera, Ostracoda et Copepoda in Scania occurrentibus. Lund.
1902. ——. Synopsis specierum huc usque in aquis dulcibus Sueciæ observatarum familiæ Harpacticidarum (latein und schwedisch). K. Svenska Vet. Akad. Handl. V. 36. N:o 1.
1902. MRÁZEK, AL. Arktische Copepoden. Fauna arctica. Bd. 2. Lief. 3.
1904. ——. Beitrag zur Kenntnis der Harpacticidenfauna des Süßwassers. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 7.
1776. MÜLLER, O. F. Zoologiæ danicæ prodromus, seu animalium daniæ et norvegiæ indigenarum characteres, nomina et synonyma imprimis popularium. Havniæ.
- 1902, 1903. NORMAN, A. M. Notes on the Natural History of East Finmark. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. 10, 1902; Vol. 11, 1903.
1881. POPPE, S. A. Ueber einen neuen Harpacticiden (*Tachidius littoralis*). Abh. naturw. Ver. Bremen. Bd. VII.
1885. ——. Die freilebenden Copepoden des Jadebusens. I. Ibid. Bd. IX.
1890. RICHARD, J. Description du *Bradya Edwardsi*, copépode aveugle nouveau, vivant au Bois de Bologne avec divers entomostracés dans les eaux alimentées par le puits artésien de Passy. Extr. Mem. Soc. Zool. de France. Tom. 3.
1896. ——. Note sur un *Limnocythere* du Bois de Boulogne et remarques sur *Ectinosoma Edwardsi* Richard. Ibid. T. 21.
1898. ——. Sur la faune des eaux douces explorées en 1898 pendant la campagne du yacht *Princess-Alice*. (Lofoten, Spitsberg, Iles Beeren, Hope, de Barents et Færoe.) Ibid. Tome 11.

1863. SARS, G. O. Oversigt af de indenlandske Ferskvandscopepoder. Videnskabselsk. Forh. 1862. Christiania.
- 1903—1911. ———, An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the Species. Vol. V. Copepoda Harpacticoida. Bergen.
1893. SCHMEIL, O. Deutschlands freilebende Süßwasserscopepoden. Teil 2, Harpacticidæ. Bibl. Zool., Heft 15.
1892. SCOTT, TH. Additions to fauna of the Firth of Forth. 10 Ann. Rep. Fish. Board. Scotland.
1896. ———. On some new and rare British Crustacea. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 6. Vol. 18.
1899. ———. Report on the Marine and Freshwater Crustacea from Franz-Josef Land, coll. by Mr. William S. Bruce, of the Jackson-Harmsworth Expedition. Journ. Linn. Soc. Zoology. Vol. 27. London 1899—1900.
1903. ———. Some observations on British freshwater Harpactids. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. 11.
1913. ———. The Entomostraca of the Scottish National Antarctic Expedition. 1902—1904. Trans. R. Soc. Edinburgh. Vol. 48. P. 3. N:o 24.
1896. ——— and SCOTT, A. A revision of the British Copepoda belonging to the Genera *Bradya*, *Boeck*, and *Ectinosoma*, *Boeck*. Transact. Linn. Soc. Ser. 2. Vol. 6. Zool. London 1894—97.
1910. SHARPE, R. W. Notes on the Marine Copepoda and Cladocera of Woods Hole and adjacent regions, including a synopsis of the genera of the Harpacticoida. Proc. U. S. Nat. Mus. 38.
1913. STEPHENSEN, K. Grønlands Krebsdyr och Pycnogonider (Conspectus Crustaceorum et Pycnogonidorum Grœnlandiæ). Medd. Grønland. XXII. København.
1765. STRÖM, H. Beskrivelse over ti norske Insecter. Skrifter som udi det Kiøbenhavnske Selskab af Lærdom og Videnskabers Elskere etc. Deel IX. Kjøbenhavn.
1889. THOMPSON, I. C. Third Report on the Copepoda of Liverpool Bay. Proc. Biol. Soc. Liverpool. Vol. III.
1893. ———. Revised Report on the Copepoda of Liverpool Bay. Trans. Liverpool Biol. Soc. Vol. VII.
1894. TIMM, R. Beiträge zur Fauna der südöstlichen und östlichen Nordsee. IV. Copepoden und Cladoceren. Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. 1. H. 1.
1903. ———. Copepoden. Hamburg. Elb-Untersuchung VI. Mitt. Nat. Mus. Hamburg. XX Jahrg.

Gedruckt 24/9 1917.





# Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden.

Von

EINAR WIRÉN

(Uppsala).

Mit Tafeln IX—XVI und 40 Figuren im Text.

## Einleitung.

Die Vorstudien zu dieser Abhandlung begannen in Uppsala im Frühjahr 1915, da Professor APPELLÖF die Freundlichkeit hatte mich mit der Bearbeitung von teils der Zoologischen Institution gehörenden, teils anderen, der Institution geliehenen Pantopodensammlungen zu beauftragen. Obwohl diese Sammlungen besonders reichhaltig und für gewisse Untersuchungen vorzüglich geeignet waren, bestanden sie gleichwohl grösstenteils aus Expeditionsmaterial, das nicht speziell mit Rücksicht auf eventuelle histologische, oder detaillierte anatomische Untersuchungen fixiert war. Um den Problemen näher treten zu können, deren Lösung das Ziel der vorliegenden Arbeit bilden sollte, brauchte ich auch eine Menge frischgefangene und gut fixierte Pantopoden.

Einen Teil des Sommers 1915 verweilte ich deshalb an der Zoologischen Station der Königl. Akademie der Wissenschaften, Kristineberg, um die Pantopodenfauna in den Umgebungen der Station und bei den Inseln Väderöarna kennen zu lernen, wie auch um Material für anatomische Untersuchungen zu fixieren. Diese Studien und Einsammlungen nahmen im Sommer 1916 ihren Fortgang. Dabei habe ich einige bei unseren Küsten noch nicht beobachtete Pantopodenarten gefunden und bin dadurch in der Lage auch einen kleinen Beitrag zur Kenntnis der Pantopodenfauna des nördlichen Teils der schwedischen Westküste liefern zu können. Da indessen faunistische oder systematische Untersuchungen ausserhalb des Rahmens dieser Arbeit liegen, beschränke ich mich nun darauf nur in aller Kürze die von mir eingesammelten Arten aufzuzählen. Unter diesen sind einige Lokalformen, denen ich möglicherweise später eine nähere Beschreibung widmen werde.

Die Arten, welche ich gefunden habe, sind folgende:

1. *Nymphon strömii* KR.
2. *N. grossipes* FABR. f. *mixtum* KR.
3. *N. leptotheles* SARS.

Diese drei Arten sind bei den Inseln Väderöarna eingesammelt worden, wo sie auf dem Lophoheliariff und auf steinigem Tonboden in der Nähe des Riffes recht allgemein sind.

4. *N. brevirostre* HODGE; sehr allgemein im Tanggürtel der felsigen Ufer.

5. *N. rubrum* HODGE; ganz wenige Exemplare bei Smedjan. Lokalform der vorhergehenden?

6. *Pallene brevirostris* JOHNSTON; ein einziges Exemplar bei Strömmarne, Sommer 1915.

7. *P. producta* SARS; in der Litoralregion spärlich vorkommend.

8. *Anoplodactylus petiolatus* KR.; in der Litoralregion 1915 sehr allgemein, aber 1916 selten.

9. *A. exiguus* DOHRN. Bei dieser Art muss ich ein wenig verweilen, weil sie von A. M. NORMAN (1894) in seiner Arbeit als Synonym zu *A. petiolatus* KR. aufgefasst worden ist. NORMAN vermutete nämlich, dass hier ein Fall von Neotenie vorliege und dass *A. exiguus* demnach nur als geschlechtsreife Larven von *A. petiolatus* zu betrachten sei. NORMANS Beweisführung ist indessen von der Beschaffenheit, dass sie unter keinen Umständen eine derartige Behauptung rechtfertigen könnte, und da ich einige zwanzig völlig entwickelte Individuen von der bewussten Art gefunden habe, von welchen Exemplaren ungefähr die Hälfte aus eiertragenden Männchen bestand, und vor allem auch weil ich Larvenstadien dieser Art angetroffen habe, welche sämtliche von den entsprechenden Larvenstadien von *A. petiolatus* derart abweichen, dass man sie mit Leichtigkeit unterscheiden kann, bin ich der Meinung, wenigstens bis auf weiteres *A. exiguus* DOHRN als eine besondere Art auffassen zu müssen.

10. *Phoxichilidium femoratum* RATHKE; in der Litoralregion allgemein.

11. *Phoxichilus spinosus* MONT.; 1 Exemplar bei Långön und 1 bei Flatholmen, unter Hydroiden auf *Fucus serratus*.

12. *Pycnogonum litorale* STRÖM; spärlich bei den Inseln Väderöarna; in der Kristinebergsgegend sehr selten.

Wie von Seiten früherer Forscher schon oft hervorgehoben worden ist, bieten die Fixierung und Konservierung von Pantopoden zur Herstellung von Schnitten besonders grosse Schwierigkeiten dar. Die in erster Linie von Professor APPELLÖF und Dozent HOLMGREN empfohlene Methode — mit der starken Lösung FLEMMINGS — hat sich als die beste bewährt, aber auch mehrere der anderen, gewöhnlichen Fixierungsmethoden können angewendet werden, wenn man nur die von DOHRN beschriebene



Gasbildung vermeidet, welche zuweilen ihre Gewebe total auseinander-sprengt, wenn die Pantopoden konserviert werden.

In der Regel können nur solche Exemplare, die kürzlich die Cuticula gewechselt haben oder die sich in Häutung befinden, zur Herstellung von Schnittserien angewendet werden. Bei der Häutung scheint nämlich die alte Cuticula durch die Einwirkung des Sekrets der Häutungsdrüsen zum Teil aufgelöst oder auf irgend eine mir unbekannte Art chemisch beeinflusst zu werden, so dass sie bei der Herstellung von Schnittserien nicht so hinderlich ist.

Verschiedene Arten verhalten sich auch technisch recht verschieden, welcher Umstand die Reichhaltigkeit des Schnittserienmaterials bedeutend vermindert hat. Doch ist es mir nach vielen misslungenen Versuchen schliesslich geglückt so gute Schnittserien anzufertigen, dass man an diesen alles Wesentliche sehen kann.

Aber diese Schnittserien werden nur sehr selten so vollständig, dass man an einer und derselben Serie verfolgen kann, was man wünscht, vielmehr ist man meistens genötigt mehrere von jeder Art anzuwenden, um über den Bau eines Organs, den Verlauf der Nerven etc. zur Klarheit zu gelangen. Ausserdem muss man sich im allgemeinen, besonders für die Untersuchung der Augen, sehr dünner Schnitte bedienen; in meinen Serien habe ich eine Schnittdicke von gewöhnlich 5,5; 4,5; oder 3,5  $\mu$  angewendet.

Eine Folge dieser technischen Schwierigkeiten besteht darin, dass die Zeichnungen, welche oft aus mehreren Serien zusammengestellt werden müssen, ja immer wenigstens etwas schematisiert werden. In den meisten Fällen ist es auch zwecklos Detailzeichnungen zu machen, denn diese würden nicht nennenswert mehr als die Mikrophotographien zeigen können. Um meine Beobachtungen zu illustrieren bediene ich mich daher in dieser Arbeit nur einfacherer Textfiguren und Mikrophotographien. Diese auf den Tafeln reproduzierten Photographien sind sämtlich unretuschiert, weshalb manche Bilder vielleicht weniger deutlich hervortreten, als wenn ich sie retuschiert hätte. Aber als Beweismaterial sind sie ja von wesentlich höherem Werte, da eine retuschierte Photographie nur — wie jede Zeichnung — zeigen kann, wie der Verfasser das Schnittbild gesehen oder aufgefasst hat.

Als ich mit meinen Pantopodenstudien begann, geschah es in der Absicht sie in der Weise zu betreiben, dass sie möglicherweise zur Lösung der Fragen führen könnten, welche die Phylogenese innerhalb der Gruppe bietet, und ausserdem sollten gewisse tiergeographische Fragen besonders berücksichtigt werden. Aber, als ich von der Pantopodenliteratur Kenntnis genommen und aus dieser gefunden hatte, dass mehrere, für das Verständnis der Pantopoden grundlegende Fragen noch ihrer Lösung harreten, entschloss ich mich den Plan meiner Arbeit zu ändern. Denn, bevor man sich an einen Versuch heranmacht die Systematik in-

nerhalb einer Tiergruppe wissenschaftlich zu erörtern, ist es ja notwendig, in einer sicheren Kenntnis von den Hauptzügen der Anatomie der zu der Gruppe gehörenden Tiere und, sofern es möglich ist, auch von dem Verhältnis der Gruppe zu anderen, eventuell nahestehenden Tiergruppen einen festen Ausgangspunkt für die Beurteilung zu haben, welche Charaktere primär oder sekundär sein können, was wesentlich oder unwesentlich sei u. s. w.

Bei meinen Studien kam ich dann auf die sehr lebhaft diskutierten Probleme von dem Bau und der morphologischen Bedeutung des Schnabels der Pantopoden; von der Anzahl Segmente und Extremitätenpaare und damit zusammenhängenden Fragen; vom Bau der Augen und endlich, als eine notwendige Folge des vorhergehenden, von den verwandtschaftlichen Verhältnissen der Pantopoden zu den übrigen Arthropoden.

Die ebenerwähnten Fragen gehören, wie gesagt, zu den allerwichtigsten für das Verständnis dieser kleinen Tiergruppe, und die Ansichten über dieselben, die von vielen Forschern diskutiert worden sind, haben fast beständig gewechselt. Da also das Gebiet weit entfernt davon ist ein "weisser Fleck" in der Zoologie zu sein, muss natürlich die Auffassung, die ich mir über diesen Gegenstand gebildet habe, zum Teil auf schon zuvor von anderen Forschern gemachten Beobachtungen basiert sein. Demzufolge und weil meine in dieser Arbeit dargelegten Untersuchungsergebnisse ein demjenigen früherer Forscher gegenüber so wesentlich abweichendes Bild von der Anatomie der Pantopoden, wie auch neue Ausgangspunkte für die Beurteilung ihrer Phylogenie abgeben, schien es mir von Interesse und auch notwendig zu sein, durch zum Teil recht ausführliche Referate früherer wichtigerer Arbeiten bekannte Tatsachen und Problemstellungen zu beleuchten. Das Geschichtliche am Anfang eines jeden Kapitels berührt indessen nur das, was mit meiner Begrenzung des Gegenstandes von Bedeutung ist. Da aber in der grossen Monographie DOHRNS über die Pantopoden des Golfes von Neapel eine sehr gute und ausführliche historische Übersicht über die ihm bekannte Literatur zu finden ist, will ich, um eine ganz unnötige Wiederholung zu vermeiden, keinen Auszug aus derselben geben, sondern verweise betreffs der Literatur vor HOEKS Arbeiten vom Jahre 1881 auf die, allen Pantopodenforschern so wohl bekannte Monographie DOHRNS.

Meine eigenen Untersuchungen beginnen im ersten Kapitel mit der Beschreibung des Nervensystems des Schnabels, des zentralen Nervensystems der Pantopoden und der von diesem ausgehenden Nerven. Dazu kommen einige Schlussfolgerungen, zu welchen das Studium des Nervensystems geführt hat.

Das zweite Kapitel enthält zum Teil eine Fortsetzung der im ersten Kapitel nicht völlig abgeschlossenen Beschreibung des Nervensystems. Dann werden eingehender erörtert die morphologische Bedeutung des Pantopodenschnabels, die Anzahl Extremitätenpaare und Segmente und

auch einige Homologisierungsversuche gemacht. Diese Homologisierungsversuche führten mich zu einigen sehr wichtigen Arachnoidproblemen und diese letzteren wiederum zu einigen allgemeinen Arthropodenfragen und erweiterten dadurch den Gegenstand dieser Arbeit, weil sie in diesem Fall zum Teil im Anschluss an die Pantopodenstudien, für welche sie von besonders grosser Wichtigkeit sind, behandelt werden müssen.

Im dritten Kapitel wird die Anatomie des Pantopodenauges und ein wenig auch seine Histologie sowie ausserdem ein neues Augenpaar beschrieben, welches zuvor von Seiten verschiedener Verfasser in sehr verschiedener Weise aufgefasst worden ist. Darauf folgt ein Vergleich zwischen den Pantopodenaugen und den Seitenaugen der Arachnoiden, wobei ich es für das zweckmässigste hielt, mich für die Schilderung der Seitenaugen der Pedipalpen, die unter den beschriebenen Arachnoidenaugen denjenigen der Pantopoden am ähnlichsten sind, eines langen Zitates zu bedienen.

Im letzten Kapitel wird die Phylogenie der Pantopoden diskutiert und im Zusammenhang damit wird das vollständig Unmögliche aller früheren Versuche hervorgehoben, die sogenannte Protonymphonlarve der Pantopoden mit dem Nauplius der Crustaceen (in bezug auf die Cheliceren, die beiden Paare larvalen Gangbeine und die Drüsen dieser drei Extremitätenpaare etc.) ganz oder teilweise zu homologisieren.

Meinem verehrten Lehrer, Professor, Dr. phil. A. APPELLÖF, spreche ich meinen ergebensten und herzlichsten Dank dafür aus, dass er mein Interesse für Pantopodenstudien geweckt und stets grosses Interesse für meine Arbeit bewiesen hat, die er durch seine reiche Erfahrung und dadurch, dass er mir grosse Sammlungen von nordischen, arktischen und antarktischen Pantopoden zur Verfügung stellte, in hohem Grade erleichtert hat.

Ebenso zolle ich dem Dozenten Dr. phil. N. HOLMGREN, aufrichtigen Dank für die Ratschläge betreffend die Methoden der Fixierung, die er mir bereitwillig erteilt hat.

Gleichzeitig benutze ich die Gelegenheit der *Universität Uppsala* und der *K. Akademie der Wissenschaften* meine Erkenntlichkeit zu bezeugen, der mir Reisestipendien für Pantopodenstudien an der Küste von Bohuslän zuerkannt haben.



## ERSTES KAPITEL.

## Über das zentrale und periphere Nervensystem der Pantopoden.

## 1. Historik.

Aus praktischen Gründen beabsichtige ich in meiner Historik folgende Terminologie anzuwenden: Die mit Cheliceren (= Scherengliedmassen) und Schnabel nebst zwei Gangbeinpaaren versehene Larve (Textfig. 1) nenne ich mit HOEK u. a. m. Protonymphon. Die beiden Gangbeinpaare der Protonymphonlarve sind mit resp.  $p^4$  und  $p^5$  bezeichnet.

Was die Extremitäten der Imagines anbelangt, so bediene ich mich der gewöhnlichen Terminologie; siehe Textfig. 2. Die drei Teile des Pantopodenschnabels nenne ich mit DOHRN die Antimeren des Schnabels und den beweglichen Teil an der Spitze eines jeden Antimers Lippe (Textfig. 3). Die Bezeichnung "gangliöse Nervenstämme" — (über diese siehe ferner weiter unten meine eigenen Untersuchungen und schematischen Figuren) — behalte ich bei, weil sie gewissermassen als in der Pantopodenterminologie eingebürgert gelten kann und ausserdem schwer durch einen gleichzeitig richtigeren und ebenso geläufigen Ausdruck zu ersetzen sein dürfte.

Aus der Insektenliteratur habe ich den Ausdruck Imago für das völlig entwickelte, geschlechtsreife Tier entlehnt, weil der Ausdruck sehr geläufig ist und meines Erachtens im Prinzip kein Grund gegen die Anwendung desselben auch in der Terminologie der Pantopodenliteratur vorliegt.

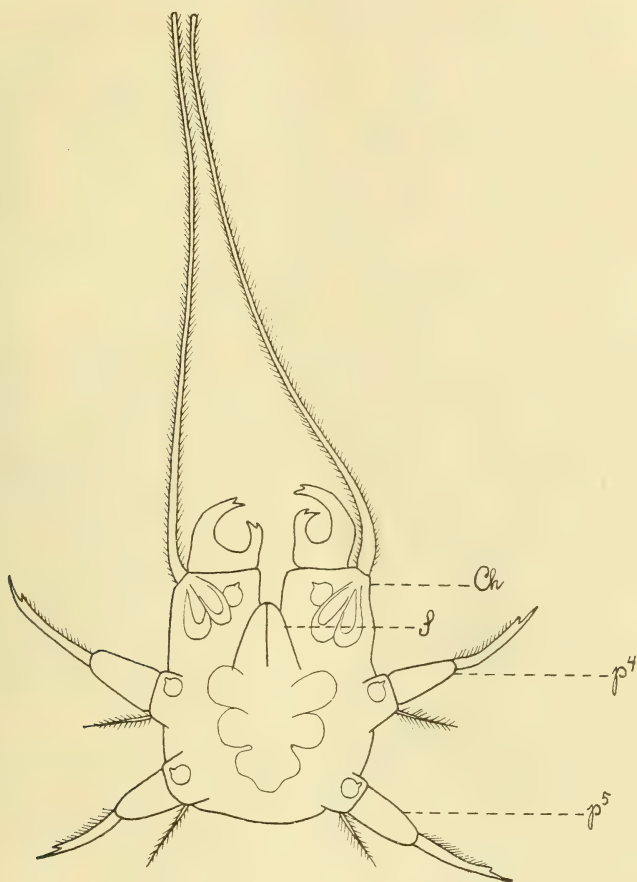
HOEK 1881 (1.) beschreibt das Nervensystem der Pantopoden, speziell bei *Colossendeis megalonyx* HOEK, die der Verfasser für einen ursprünglichen Typus hält.

HOEK sagt u. a.: "The nervous system consists in all species of Pycnogonids of a supra-oesophageal ganglion, an oesophageal commissure, and five (seldom four) thoracic ganglia". Vom Supraoesophagealganglion, das unter dem Augenhügel gelegen ist, geht ein Nervenpaar nach den Cheliceren und ein unpaariger Nerv nach dem oberen Schnabelantimer aus, zu welchem, aber nur bei der Gattung Nymphon auch ein paar feinere Nerven vom Supraoesophagealganglion aus beobachtet worden sind.

Die Cheliceren hält HOEK für praeoral und den Antennen entsprechend.

Die Palpen werden vom vorderen und die Eierträger vom hinteren der beiden Ganglien des Thoracalganglions innerviert.

Ferner geht von jeder Seite des Supraoesophagealganglions je ein Nerv aus, der sich in Nerven nach der Hypodermis und den Augen teilt, und ausserdem gehen vom Supraoesophagealganglion möglicherweise auch sympathische Nerven nach dem Darm.



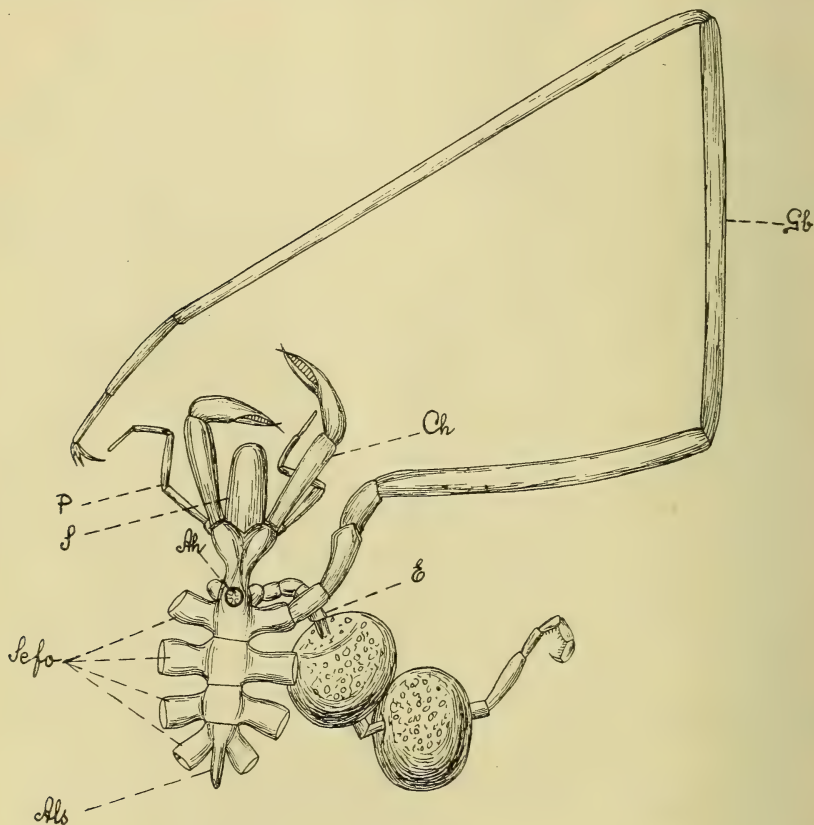
Textfig. 1.

*Pycnogonum littorale* STRÖM. Protonymphon von der Bauchseite gesehen; einige Hautdrüsen sind angedeutet. *S* = Schnabel; *Ch* = Chelieere; *p*<sup>4</sup> und *p*<sup>5</sup> = erstes und zweites Gangbeinpaar der Larve. Oc. 4; Object 8 mm. (Die Figur, ohne Bezeichnungen, nach DOETEL).

Das erste Thoracalganglion ist aus zwei Ganglien zusammengesetzt. Die unteren Schnabelantimeren werden von zwei Nervenpaaren innerviert, die von dem vordersten dieser zusammengeschmolzenen Ganglien ausgehen. Es scheint, als ob das vorderste dieser Nervenpaare — gefunden bei Colossendeis, aber nicht bei Nymphon — vom Schlundring

ausgehe, da es diesem etwas nach oben gefolgt ist, es entspringt aber doch aus derselben Neuropilemmasse wie das zweite Nervenpaar.

HOEK beschreibt das in jedem Antimer grösste, nahe der Schnabelspitze gelegene Ganglion des Schnabels — = 2 *oegl* in meinen Textfiguren 4, 6, 8, 12, 13, 15 und Taf. IX, Fig. 1, 3, 4; Taf. X, Fig. 7, 9 — und hält es für möglich, dass die Nervenfaserbündel, die in dieses Ganglion eintreten, aus den drei Schnabelnerven — Textfig. 11 und 12; *Rn* und



Textfig. 2.

Nymphon strömii KR. ♂ (Figur nach Sars). *S* = Schnabel; *Ch* = Chelicere; *P* = Palpe.; *E* = Eierträger (mit Eiersammlungen); *Gb* = Gangbeine, von welchen nur ein einziges eingezeichnet ist, die übrigen inserieren je an der Spitze eines jeden Körper-Seitenfortsatzes — *Sefo*; *Als* — Analsegment; *Ah* — Augenhügel.

*Ppn* — (nicht zu verwechseln mit den gangliösen Nervenstämmen) entspringen. Diese grossen Schnabelganglien bilden die Endpunkte von drei Nervensträngen — je einem in jedem Antimer — die mit zahlreichen gangliösen Anschwellungen versehen sind, welche, gerade wie die grossen Schnabelganglien, mittels Ringkonnectiven mit einander verbunden sind. Diese Nervenstränge sind die gangliösen Nervenstämmen



des Schnabels, deren Bau bei einem Nymphonid aus meiner Taf. IX, Fig. 4 und meinen Textfiguren 4 und 7 ersichtlich ist.

Vor dem grossen Schnabelganglion hat HOEK noch ein weiteres Ganglion abgebildet, das sehr klein ist und "from which nerves are given off to the tactile organs placed in the so-called lips of the proboscis".

HOEK deutet die drei gangliösen Nervenstämme des Schnabels als nicht zu einem sympathischen Nervensystem gehörig, weil sie motorisch sind und die quergestreifte Schnabelmuskulatur innervieren.

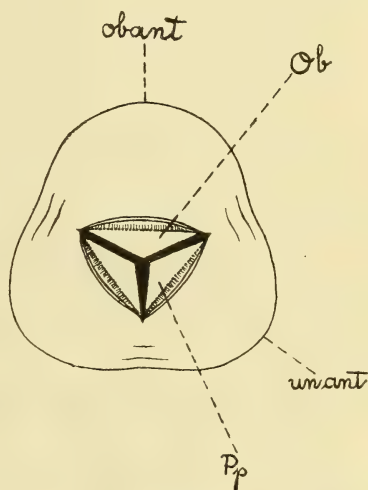
DOHRN 1881. Vom Supraoesophagealganglion geht ein mächtiger Nervenstamm aus, der gleich nach seinem Austritt ein Nervenpaar nach den Cheliceren abgibt, verläuft darauf nach vorn und in das obere Schnabelantimer hinein, teilt sich hier in einen äusseren und einen inneren, mit gangliösen Anschwellungen versehenen Nerven, welche Nerven sich in der Nähe der Schnabelspitze wieder in einem grossen Ganglion, dem vordersten und grössten Ganglion des Schnabels (2 oegl Textfig. 4) vereinigen. Von diesem Schnabelganglion gehen Nervenfasern nach der Lippenmuskulatur aus.

Von jeder Seite des Supraoesophagealganglions geht je ein einziger Nerv nach den Augen der resp. Seite aus und von dem Augennerven geht ein Nerv nach der Chelicere der resp. Seite.

Auch DOHRN hält die Cheliceren für praecoral.

Das erste Bauchganglion (= das erste Thoracalganglion HOEK) ist aus zwei ursprünglich getrennten Ganglien zusammengesetzt. Ausserdem kann es bei gewissen Formen auch mit dem darauffolgenden, das erste Gangbeinpaar innervierenden Ganglion zusammenschmelzen.

Die unteren Antimeren des Schnabels empfangen ihre Nerven aus dem vordersten Teil des ersten Bauchganglions, von welchem je ein Nerv nach jedem Schnabelantimer geht. Der Nerv nach einem unteren Schnabelantimer gibt eine Verzweigung nach der Chelicere auf derselben Seite ab, tritt in den Schnabel ein und verzweigt sich hier in einen äusseren und einen inneren Nerven, wobei der innere mit gangliösen Anschwellungen versehen ist; diese Nerven vereinigen sich in einem grossen, vordersten Schnabelganglion. Der Nerv nach einem unteren Schnabelantimer verhält sich also in entsprechender Weise, wie der Nerv



Textfig. 3.

Schnabelspitze der Colossendeis proboscidea SAB. obant. — oberes Schnabelantimer mit Lippe — Ob; unant. — unteres Schnabelantimer mit Lippe — Pp.

nach dem oberen Schnabelantimer. Die Ganglien der inneren Schnabelnerven stehen mit einander und mit entsprechenden Ganglien in dem oberen Schnabelantimer in Verbindung.

HOEK 1881 (2). Die für diese kleine Übersicht interessanteste Abtheilung dieser Arbeit ist der Nachtrag, in welchem der Verfasser DOHRNS Monographie kritisiert und DOHRNS Resultate mit den seinigen vergleicht. Im übrigen bietet er hier wenig Neues über das hinaus, was HOEK schon früher mitgeteilt hat.

Über das in jedem Antimer zwischen der Schnabelspitze und dem grössten Schnabelganglion befindliche kleine Ganglion sagt HOEK: "Si nous ajoutons encore que, parmi les nerfs qui prennent naissance dans le ganglion le plus grand et le plus avancé des faisceaux ganglionnaires, il y en a toujours deux qui s'avancent en direction oblique et qui entrent de nouveau dans un ganglion de petite dimension, que de celui-ci partent des nerfs destinés à l'innervation des plaques labiées placées à l'entrée de la bouche et ayant souvent une petite brosse entre eux, et enfin que ces derniers petits ganglions s'unissent de nouveau entre eux, nous croirons avoir donné à grands traits une idée du système nerveux destiné à l'innervation de la trompe."

HOEK erklärt gegen DOHRN, dass er es für unwahrscheinlich halte, dass der innere Schnabelnerv ein Zweig des äusseren sei, obgleich es ihm nicht gelungen sei, dies mit Bestimmtheit zu konstatieren. Nach HOEK verlaufen diese Nerven eher unabhängig von einander.

Ferner erklärt HOEK, dass der Nerv nach der Chelicere getrennt von dem Nerven des oberen Schnabelantimeres ausgehe.

ADLERZ 1888. Das für diese Historik wichtigste wird von ADLERZ in folgender bemerkenswerten Äusserung zusammengefasst: "Om jag här skulle våga, att gentemot DOHRN häfda den gamla LATREILLE'ska uppfattningen af snabeln såsom uppkommen genom sammansmältningen af en öfverläpp samt ett första postoralt par kroppsbihang, så skulle jag hufvudsakligen grunda denna uppfattning på innervationsförhållandena, sådana de äfven varit kända af DOHRN och HOEK. Den sistnämnde har redan gjort ett försök i denna riktning. Att det ej utfallit fullt lyckligt, beror hufvudsakligen på hans missuppfattning af undre svalggangliets sammansättning samt naturen af extr. II.<sup>1</sup>

Undre svalggangliet (se fig. 2) afger i regeln 3 nervpar: 1) till snabelns undre 'antimerer', 2) till extr. II samt 3) till extr. III. (Jag bortser härvid från några fall, då genom sekundär anslutning af följande ganglier äfven första paret gångben mottager sina nerver från den suboesophageala gangliemassan.) Såsom man skulle kunna vänta, och såsom äfven DOHRN påvisat vara förhållandet, visar detta ganglion trenne centra af 'fibrillären Punktmasse', motsvarande de respektive nervparen.

<sup>1</sup> Mit Extr. II und Extr. III sind Palpen und Eierträger gemeint.

Men tillvaron af flere dylika centra i ett ganglion plägar anses, och det med rätta, såsom ett afgörande bevis för detta ganglions sammansättning af flere ursprungliga, enkla ganglier. Ännu under det tidigare larvstadiet har man tillfälle att se det nervpar, som innerverar extr. III, utgå från ett särskildt, med det framför liggande genom kommissurer förbundet gangliepar. Så vidt jag känner, har man dock ännu ej sett något stadium, då de tvenne främsta ganglierna i denna gangliekomplex varit skilda. Härvid är dock att märka, att snabelns anläggning i sin snart sagdt definitiva form försiggår på ett så tidigt embryonalstadium, och att den nykläckta larven visar sig äfven i andra afseenden vara en så 'sekundär' larvform, att man ej kan vänta att här anträffa alla ganglier i sitt ursprungliga isolerade läge. Det tycks mig, som om homologien mellan de undre snabelnerverna och extremiteternas nervpar i betraktande af ofvannämnda förhållande skulle vara otvifvelaktig, då de äro hufvudnervor för homologa gangliepar " <sup>1</sup>

MEINERT 1898. In bezug auf das Nervensystem der Pantopoden ist in MEINERTS Arbeit folgende Kritik über ADLERZ' Deutung des Panto-

<sup>1</sup> Übersetzung des schwedischen Zitates: »Wenn ich es hier wagen wollte gegenüber DOHRN die alte LATREILLE'sche Auffassung vom Schnabel geltend zu machen, dass dieser durch Verschmelzung einer Oberlippe mit einem ersten postoralen Paar Körperanhänge entstanden sei, so würde ich diese Auffassung hauptsächlich auf die Innervationsverhältnisse, wie diese auch DOHRN und HOEK bekannt waren, gründen. Letzterer hat bereits einen Versuch in dieser Richtung gemacht. Dass er nicht ganz glücklich ausgefallen ist, beruht hauptsächlich auf seiner falschen Auffassung von der Zusammensetzung des unteren Schlundganglions und der Natur des Extr. II.

Das untere Schlundganglion (siehe Fig. 2) gibt in der Regel 3 Nervenpaare ab: 1) nach den unteren 'Antimeren' des Schnabels, 2) nach Extr. II und 3) nach Extr. III. [Ich sehe hierbei von einigen Fällen ab, wo durch sekundären Anschluss der folgenden Ganglien auch das erste Paar Gangbeine seine Nerven von der suboesophagealen Ganglienmasse empfängt.] Wie man erwarten könnte, und wie auch DOHRN als zutreffend nachgewiesen hat, zeigt dieses Ganglion drei Zentren von 'fibrillären Punktmasse', entsprechend den respektiven Nervenpaaren. Aber das Vorhandensein mehrerer solcher Zentren in einem Ganglion pflegt, und zwar mit Recht, als ein entscheidender Beweis für die Zusammensetzung dieses Ganglions aus mehreren ursprünglichen einzelnen Ganglien angesehen zu werden. Noch während des früheren Larvenstadiums hat man Gelegenheit zu sehen, dass das Nervenpaar, welches Extr. III innerviert, von einem besonderen, mit dem davor liegenden durch Kommissuren verbundenen Ganglienpaar ausgeht. So weit mir bekannt ist, hat man jedoch noch kein Stadium gesehen, wo die beiden vordersten Ganglien in diesem Ganglienkomplex getrennt waren. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass die Anlage des Schnabels in seiner so zu sagen definitiven Form in einem so frühen Embryonalstadium erfolgt, und dass die eben ausgeschlüpfte Larve sich auch in anderen Beziehungen als eine so 'sekundäre' Larvenform erweist, dass man nicht erwarten kann, hier alle Ganglien in ihrer ursprünglichen isolierten Lage anzutreffen. Es scheint mir, als sei die Homologie zwischen den unteren Schnabelnerven und dem Nervenpaar der Extremitäten in Anbetracht des vorerwähnten Verhältnisses unzweifelhaft, da es Hauptnerven von homologen Ganglienpaaren sind.»



podenschnabels von Interesse: "ADLERZ støtter sin Begrundelse navnlig paa den Omstændighed, at Snabelens 2 nederste 'Antimerer' (DOHRN) modtage Nerver fra særegne Centra i første Bugnerveknude, jfr hans Figur 2 paa Tafl. I og Bogstaverne *a* og *ug* paa samme Figur. Thi disse 2 forreste Centra med deres 'fibrillære Punktmasse' skulde vise i Forening med de bagved liggende 2 Par Centra i samme Nerveknude, hvorledes denne Nerveknude er sammensat af 3 oprindelige Par Ganglier; men til hvert Par Ganglier hører jo en Metamer med et Par Lemmer, som da ikke kunde være andet end de to nederste 'Antimerer', l. c. p. 10. Hertil maa for det første svares, at ligesaa lidt som der nogensinde er seet Spor til Anlæg af Lemmer, som kunde svare til eller gaa op i de 2 Antimerer, ligesaa lidt er der fundet Spor til et Par forreste, frie Ganglier. Dernæst maa betænkes, at Nerveforsyningen til de nederste Metamerer nærmest udgaaer fra den forreste af de to oprindeligt adskilte, men nu sammensmeltede Par Ganglier, hvori saa, men først paa et senere Stadium, det tilsvarende forreste Par Centra har udviklet sig. Dette vilde ogsaa stemme med mine Undersøgelser, hvorefter Ganglierne oprindeligt ere ensdannede, men først senere vise tydelige Centra med disses 'fibrillære Punktmasse' løbende ud i eller fortsættende sig i Lemmernes Nerver. I det Hele taget forekommer det mig, at man for Øieblikket lægger altfor stor Vægt i morphologisk Henseende paa Ganglierne, og mine Undersøgelser af Pycnogonidernes Udvikling synes mig at vise, at hos disse Dyr Sondringen af Nervemassen i Ganglier først skeer efterhaanden, samtidigt med en tilsvarende Sondring af Kroppens Led og Lemmernes Sondring og Væxt..."<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Übersetzung des dänischen Zitates: »ADLERZ stützt seine Begründung namentlich auf den Umstand, dass die 2 untersten 'Antimeren' (DOHRN) des Schnabels Nerven von besonderen Zentren im ersten Bauchnervenknoten empfangen, vergl. seine Figur 2 auf Taf. I und die Buchstaben *a* und *ug* derselben Figur. Denn diese 2 vordersten Zentren mit ihrer 'fibrillären Punktmasse' sollten zusammen mit den dahinter liegenden 2 Paar Zentren in demselben Nervenknotten zeigen, wie dieser Nervenknotten aus 3 ursprünglichen Ganglienpaaren zusammengesetzt ist; aber zu jedem Paar Ganglien gehört ja ein Metamer mit einem Paar Gliedmassen, die dann nichts anderes sein könnten als die beiden untersten 'Antimeren', l. c. p. 10. Hierauf sei erstens erwidert, dass ebenso wenig wie jemals eine Spur einer Anlage von Gliedmassen gesehen worden ist, die den 2 Antimeren entsprechen oder in denselben aufgehen könnten, ebenso wenig eine Spur eines vordersten, freien Ganglienpaares gefunden worden ist. Sodann muss man bedenken, dass die Nervenversorgung der untersten Metameren zunächst von den vordersten der ursprünglich getrennten, aber nun zusammengeschmolzenen Ganglienpaare ausgeht, worin sich dann, aber erst in einem späteren Stadium, das entsprechende vorderste Paar Zentren entwickelt hat. Dies würde auch mit meinen Untersuchungen stimmen, wonach die Ganglien ursprünglich gleichförmig sind, aber erst später deutliche Zentren zeigen, deren 'fibrilläre Punktmasse' in die Nerven der Gliedmassen ausläuft oder sich in denselben fortsetzt. Im ganzen scheint es mir, dass man gegenwärtig in morphologischer Hinsicht allzu grosses Gewicht auf die Ganglien legt, und meine Untersuchungen der Entwicklung der Pycnogoniden scheint mir zu

MEISENHEIMER 1902. MEISENHEIMER ist der Erste, der entdeckt hat, dass die Cheliceren postoralen Ursprungs sind und von einem Bauchganglion innerviert werden, das in die Nähe des oberen Schlundganglions hinaufgerückt ist und einen Teil des Schlundringes bildet.

MEISENHEIMER verwirft ADLERZ' Theorien von der Entstehung des Pantopodenschnabels und meint, dass die Schnabelnerven der Antimeren — welche MEISENHEIMER offenbar nur sehr wenig gekannt hat — nicht von einem besonderen Ganglion ausgehen, sondern als accessorische Bildungen anzusehen seien.

MEISENHEIMER bezweifelt, dass das letzte Schnabelganglion (2 oegl. meiner Textfig. 4) tatsächlich ein Ganglion sei, und ist eher geneigt, es für eine Drüse zu halten.

DOGIEL 1911 studierte, hauptsächlich mit Hilfe von intravitaler Färbung, Larven von den Gattungen Nymphon; Chaetonymphon und Pycnogonum.

Über das periphere Nervensystem schreibt DOGIEL: "Die Art und Weise des Austritts der wichtigsten peripheren Nerven aus dem oberen Schlundganglion und den Bauchganglien ist von DOHRN und HOEK richtig beschrieben worden". Doch stimmt DOGIEL in der Beobachtung, dass die Cheliceren postoralen Ursprungs seien und vom Schlundring innerviert werden, mit MEISENHEIMER überein.

DOGIEL erklärt bestimmt — durch MEISENHEIMERS Zweifel dazu veranlasst — dass das letzte grosse Schnabelganglion tatsächlich ein Ganglion und keine Drüse sei.

Was ferner das Nervensystem des Schnabels anbelangt, so sagt DOGIEL: "Ausserdem habe ich in den Schnabelganglien der zwei unteren Antimeren noch Ganglienzellen beobachtet, deren proximale Fortsätze durch den Schnabelnerv hindurch in das Innere des ersten ventralen Nervenknötens der Larve verliefen". Aber den Schnabelnerv kennt der Verfasser nur sehr wenig.

DOGIEL, 1913. Was eigentlich in bezug auf das Nervensystem in dieser Arbeit neu ist, ist die Feststellung der Tatsache, dass das erste Bauchganglion — das die Cheliceren innerviert — ganz mit dem Gehirn zusammenschmelzen kann.

Die 1914 erschienene Mitteilung HILTON's über das zentrale Nervensystem des *Lecythorhynchus* enthält nichts von Bedeutung für die Pantopoden im allgemeinen.

---

zeigen, dass bei diesen Tieren die Trennung der Nervenmasse in Ganglien erst nach und nach erfolgt, gleichzeitig mit einer entsprechenden Trennung der Glieder des Körpers und der Trennung und dem Wachstum der Gliedmassen...»

## 2. Zusammenfassung der Literaturübersicht.

Aus der Literaturübersicht geht hervor, dass das Studium des Nervensystems der Pantopoden-imagines eigentlich keine Fortschritte aufzuweisen hat seit den grossen und vorzüglichen Arbeiten DOHRNS und HOEKS.

HOEK entdeckte, dass von den vorderen Teilen des zentralen Nervensystems eine grössere Anzahl von Nervenpaaren ausging, als zuvor bekannt war. HOEK hatte eine DOHRN gegenüber sehr abweichende Meinung von den Nerven und den gangliösen Nervenstämmen des Schnabels, von wo sie ausgehen und von ihrem weiteren Verlauf. HOEK glaubte diese Fragen nicht lösen zu können, da er keine deutlichen Präparatbilder erhalten konnte, und später ist es auch keinem Forscher gelungen Klarheit darüber zu erlangen, wie es sich tatsächlich damit verhalte.

Nicht einmal die von HOEK bei der Gattung Nymphon neuentdeckten Nervenpaare (siehe die Nerven Nr. 3 und die Nerven Nr. 5 weiter unten in diesem Kapitel) — das letztere auch bei der Gattung Colossendeis — sind später wiedergefunden worden, obgleich diesbezügliche Nachforschungen angestellt worden sind, u. a. von ADLERZ.

Aber obgleich die Ansichten von dem tatsächlichen Bau des Nervensystems demnach recht verschieden gewesen und die gemachten Beobachtungen zum Teil keine klaren Bilder gebracht haben, ist doch die mangelhafte Kenntnis vom Nervensystem häufig mancherlei Homologisierungsversuchen, Theorien über Segmente und Extremitätenanzahl, Bau des Schnabels u. s. w. zu Grunde gelegt worden. Besonders was den Schnabel anbelangt, hat man sich in allerlei Mutmassungen über den Bau desselben erschöpft, aber ohne von der Innervation desselben sichere Kenntnis zu besitzen.

Auch den embryologischen Untersuchungen ist es nicht gelungen Klarheit in bezug auf den Bau des Nervensystems und die Anzahl Körpersegmente zu schaffen, und sie haben die Kenntnis vom Pantopoden-nervensystem ausser um histologische Details eigentlich nur um eine einzige bedeutende Entdeckung bereichert, nämlich die, dass die Cheliceren postoralen Ursprungs sind.

Eine für die Embryologen sehr fatale Folge des Umstandes, dass die Segmentanzahl im vorderen Körperende nicht erkannt wurde, besteht darin, dass sie dadurch eine gründlich falsche Vorstellung vom Protomyphon erhalten haben, worüber später mehr.

## 3. Eigene Untersuchungen.

Für diese Studien hat es natürlich in meinem Interesse gelegen, solche Formen als Untersuchungsmaterial erhalten zu können, die man



mit Recht als ursprünglich oder wenigstens in gewissen Beziehungen ursprünglich ansehen darf. Für die Lösung einer solchen Frage, wie die des Schnabelproblems, bieten wohl die Nymphoniden und die Palleniden das geeignetste Untersuchungsmaterial dar. Denn welche Ansicht man auch von der Bildung des Schnabels haben kann, so dürfte doch wohl die Lebensweise der Pantopoden unstreitbar als die Ursache der unter den Pantopoden obwaltenden Variation dieses Organs zu suchen sein, deren grosse biologische Bedeutung nicht in Abrede gestellt werden kann. Ein grosser und beweglicher, mehr oder weniger gebogener Schnabel ist meines Erachtens vermutlich als sekundär weiter fortentwickelt aufzufassen als ein kleiner und weniger beweglicher gerader; wenigstens in solchen Fällen, wo es sich um niedriger stehende Pantopoden handelt. Als relativ primitiv muss man dann wohl den Schnabel der Nymphoniden und der Palleniden ansehen, zumal, da wenigstens die Nymphoniden allgemein zu den ursprünglichsten Pantopoden gezählt werden.

Auf Grund der schwer zu überwindenden technischen Schwierigkeiten und des stark begrenzten zu Schnittserien anwendbaren frischen Materials hat meine Untersuchung auf äusserst wenige Formen beschränkt werden müssen. Doch ist auch einiges ziemlich altes, in Spiritus aufbewahrtes Material von grösseren Formen und ausserdem, obgleich diese Untersuchung vorwiegend an völlig entwickelten, geschlechtsreifen Individuen oder an Larven in sehr späten Larvenstadien ausgeführt worden ist, eine Serie früherer Entwicklungsstadien von *Boreonymphon robustum* BELL. zur Anwendung gekommen.

Wenn ich nun zu einer Besprechung des zentralen und des peripheren Nervensystems der Pantopoden übergehe, halte ich es für angemessen — um eine grosse Unterbrechung zu vermeiden, die den Zusammenhang bei der Beschreibung der vom zentralen Nervensystem ausgehenden Nerven beeinträchtigen würde — zuerst die gangliösen Nervenstämmе des Schnabels zu erörtern, woran ich dann davorliegende Kleinganglien anschliesse, und wozu ich auch das Nervensystem in dem zwischen dem Schnabel und dem Mesodaeum gelegenen Teil des Stomodaeums rechne. Der Kürze halber will ich die obere Schlundganglienmasse das Gehirn und die untere Schlundganglienmasse (= 1. Thoracalganglion, HOEK = 1. Bauchganglion, DOHRN) das untere Schlundganglion nennen.

### **Die gangliösen Nervenstämmе des Schnabels und die vor diesen (d. h. näher an der äussersten Spitze des Schnabels) befindlichen Kleinganglien.**

Kein früherer Beobachter hat die Kleinganglien wahrgenommen, und nur HOEK hat den allervordersten Teil der gangliösen Nervenstämmе beobachtet. Die meisten Forscher sind der Meinung gewesen, dass die

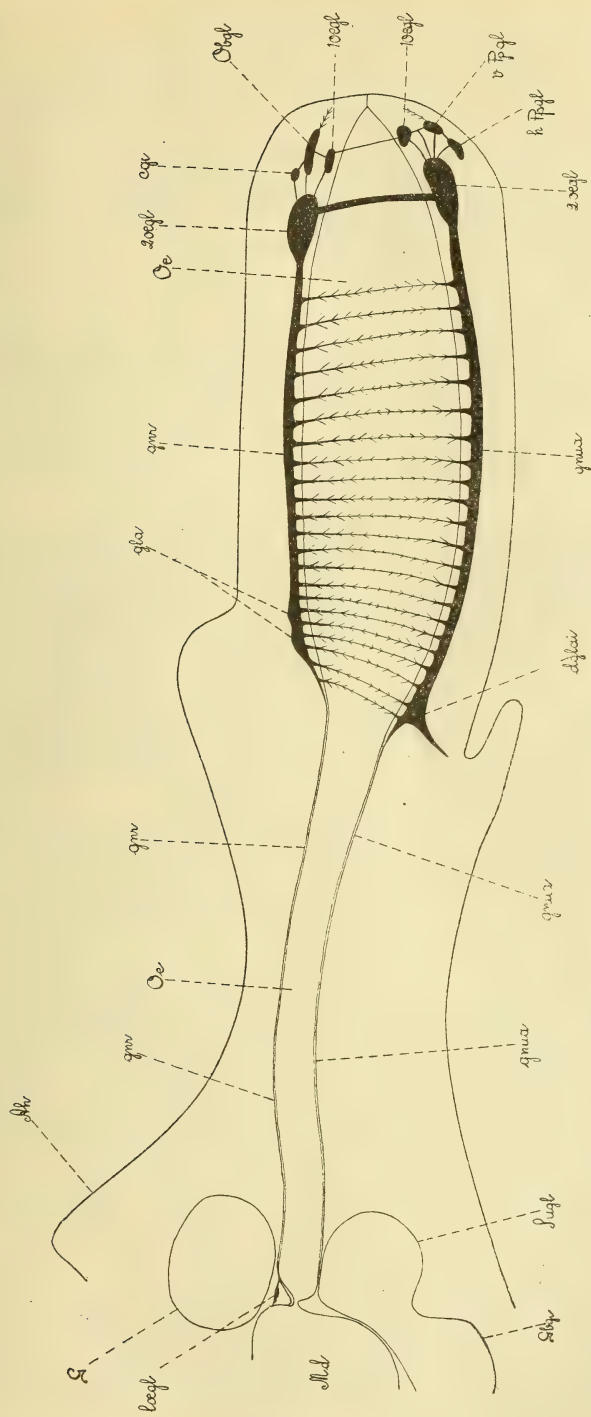
Nervenstämme mit den grossen Schnabelganglien anfangen (bezw. endigen) (siehe die Historik und 2 oegl Textfig. 4), aber keiner hat von hier aus diese Nervenstämme bis ganz an den Schlundring heran genau verfolgt, und keiner hat gesehen, ob sie hinter diesem fortlaufen, vielmehr scheinen die Ansichten der meisten Forscher darin mit derjenigen DOHRNS übereinzustimmen, dass die "Nervenstämme" der obere im Gehirn, der untere in der vordersten, dorsalen Partie des unteren Schlundganglions ihren Ursprung haben.

Ein eingehendes Studium müsste der Entstehung und der Entwicklung dieser eigentümlichen "Nervenstämme" gewidmet werden, selbst wenn man mit recht grosser Sicherheit voraussagen könnte, dass weitere Untersuchungen dazu führen müssten sie mit HOEK wenigstens hauptsächlich als eine Spezialisierung und Entwicklung des von HOEK besonders bei Colossendeis nachgewiesenen, sehr reichen Ganglienzellenplexus an der Innenseite des Körperepithels aufzufassen. Eine Auffassung, die wie mir scheint, in meinen Beobachtungen eine starke Stütze findet.

Dass es sich um ein Nervensystem handelt, das Hand in Hand mit der Schnabelbildung eine höchst bedeutende sekundäre Entwicklung durchgemacht hat, ist ja ganz klar, und dies hat zur Folge, dass man erwarten kann, dass dasselbe eine Mannigfaltigkeit von Variationen bei verschiedenen, in der Schnabelkonstruktion mehr oder weniger von einander abweichenden Pantopodenarten aufzuweisen haben werde.

Wie sowohl aus HOEKS als auch aus DOHRNS Arbeiten hervorgeht, sind solche Variationen auch tatsächlich angegeben worden, obgleich HOEK und DOHRN der Meinung waren, dass man dennoch einen gewissen gemeinsamen Plan für das Nervensystem des Schnabels wahrnehmen könne. Es ist sehr möglich und wahrscheinlich, dass man sogar weitgehende Generalisierungen machen kann, obwohl die ebenerwähnten Verfasser in der Hinsicht beide viel zu kühn gewesen sind. Was die ursprünglicheren Typen anbelangt, so stimmen sie immerhin in der Hauptsache mit einander überein, obgleich die Details in bezug auf die Grösse der Ganglien und die Grösse, Form und Anzahl der gangliösen Anschwellungen sehr wechselnd zu sein scheinen. Über die mehr umgewandelten Arten will ich mich nicht äussern, da die derzeitige Beschränkung meines Untersuchungsmaterials mir nicht gestattete Beobachtungen über dieselben zu machen.

Da ich indessen, wie gesagt, beobachtet habe, wie grosse Detailunterschiede zwischen verschiedenen Arten vorkommen, und da mir ein gar zu beschränktes Material zur Verfügung gestanden hat um eine vergleichende Untersuchung in bezug auf dieses interessante Nervensystem auszuführen, ist mein nächstes Ziel gewesen, dasselbe zunächst bei einer Art zu studieren, die einen so deutlichen und relativ ursprünglichen Bau des Schnabelnervensystems darbieten konnte, dass man sie als Ausgangspunkt für weitere Forschungen würde gebrauchen können.



Textfig. 4.

Nymphon brevirostre HONOE. Die gangliösen Nervenstämme des oberen und eines unteren Schnabelantenners mit davor liegenden Kleinganglien. *Al* — Augenhügel; *G* — Gehirn; *Stgl* — die suboesophageale Gangliummasse = das untere Schlundganglion; *1 Ggl* — Ganglion des ersten Gangbeinpaares; *Oe* — Oesophagus; *Obl* — Oberlippenganglion; *agl* — gangliöse Auswölbung in der Kommissur zwischen den Oberlippenganglien; *1 oegl* — erstes Oesophagealganglion; *2 oegl* — zweites Oesophagealganglion; *gnr* — der gangliöse Nervenstamm des oberen Antenners; *gnra* — der gangliöse Nervenstamm eines unteren Antenners; *Pppl* (*e* und *h*) — vorderes, resp. hinteres Pedipalpanglion; *gla* — die gangliösen Auswölbungen des Nervenstammes dicht vor der Insertion des oberen Antenners; *dglai* — dreieckige gangliöse Auswölbung des Nervenstammes bei der Insertion des unteren Schnabelantenners; *loegl* — letztes Ganglion des Nervenstammes des oberen Antenners; *M/l* — Mitteldarm.



Eine solche Art glaube ich in *Nymphon brevirostre* gefunden zu haben, deren Schnabelnervensystem mir sehr instruktiv zu sein scheint und von dem es mir recht gut gelungen ist deutliche Präparate zu erhalten. Für die wichtigste Aufgabe meiner Untersuchung, die darin bestand, wenn möglich die so viel umstrittene Frage von den Verwandtschaftsverhältnissen der Pantopoden zu anderen Arthropodengruppen zu lösen, ist es natürlich auch am bedeutungsvollsten das Nervensystem an so primitiven Pantopoden wie möglich zu studieren.

### Die gangliösen Nervenstämmе und davor liegenden Kleinganglien des Schnabels bei *Nymphon brevirostre* HODGE (siehe Textfig. 4).

#### I. Der gangliöse Nervenstamm des oberen Schnabelantimers und vor dem Nervenstamm gelegene Kleinganglien.

Für die Beschreibung eines so komplizierten und in verschiedenen Teilen so verschieden entwickelten Nervensystems wird es am besten sein, es in folgende Unterabteilungen einzuteilen, deren Bezeichnungen sich ebenso wohl für die entsprechenden Nervenstämmе in den unteren Antimeren eignen.

**A.** Der vorderste, aus Kleinganglien bestehende Teil, welcher derjenigen Partie des Schnabels angehört, die die Mundhöhle umgibt.

**B.** Der darauffolgende, vordere oesophageale Teil, der sich nach hinten bis an die Insertion des Schnabels erstreckt.

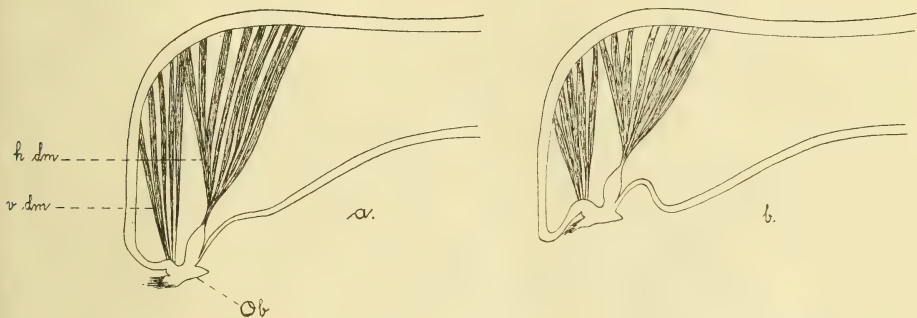
**C.** Die Abteilung von der Schnabelinsertion bis zur Grenze zwischen Stomodaeum und Mesodaeum.

Abteilung **A.** — Da ich hier von Oberlippenganglien sprechen werde, will ich zuerst erklären, was ich mit der Oberlippe der Pantopoden meine.

DOHRN hat bekanntlich den Ausdruck "Lippe" für den nach seiner Meinung wie eine doppelte Hautfalte gebildeten, gewöhnlich nach vorn gerichteten, mit einem besonderen Muskel versehenen Teil der Schnabelspitze angewendet, der ganz vorn unter anderem dazu dient, beim Öffnen und Schliessen des Mundes mitzuwirken. Als nicht zur Lippe gehörig betrachtete er die von ihm "oberer Verschluss des inneren Schnabelgerüsts" genannte Partie, deren Cuticula jedoch nach DOHRN durch eine feste und dicke, kontinuierliche Cuticula mit derjenigen der Oberlippe vereinigt ist (siehe DOHRN Taf. X, a, Fig. 14, 15).

Die Oberlippe und dieser "Verschluss" (DOHRN) bilden aber ein unbeweglich miteinander verbundenes, festes Stück, das von Partien mit biegsamer und dünner Cuticula umgeben ist (siehe Textfig. 5 und Taf. X, Fig. 5), und es scheint mir darum weit natürlicher dieses ganze bewegliche Stück als Lippe zu bezeichnen.

Diese kleine Abteilung A (siehe Textfig. 4, 6) besteht aus einem Paar Ganglien, deren vorderste Ganglienzellen gleich innerhalb der Hypodermis der Schnabelspitze, mit welcher sie in Verbindung stehen, liegen. Diese vordersten Ganglien, welche ich die Oberlippenganglien nenne, sind recht langgestreckt, dünn, von einer dorsoventral abgeplatteten, aber im übrigen sehr unregelmässigen Form. Von denselben entspringen Nervenfasern nach der Hypodermis der Schnabelspitze und der Oberlippe und nach der Oberlippenmuskulatur. Die Vordertheile dieser Ganglien sind ziemlich weit von einander getrennt und liegen dicht an den lateralen Fasern der vordersten Schnabelmuskulatur. Einige ihrer Ganglienzellen sind sogar zwischen diesen Muskelfasern eingeschoben (Taf. IX, Fig. 2). Nach hinten nähern sich die Ganglien einander etwas (Textfig. 6), indem sie sich, ein jedes natürlich auf seiner Seite des Schnabelantimers, längs der Aussenseite der Dilatoren der Mundhöhle fortsetzen. Die Ober-



Textfig. 5.

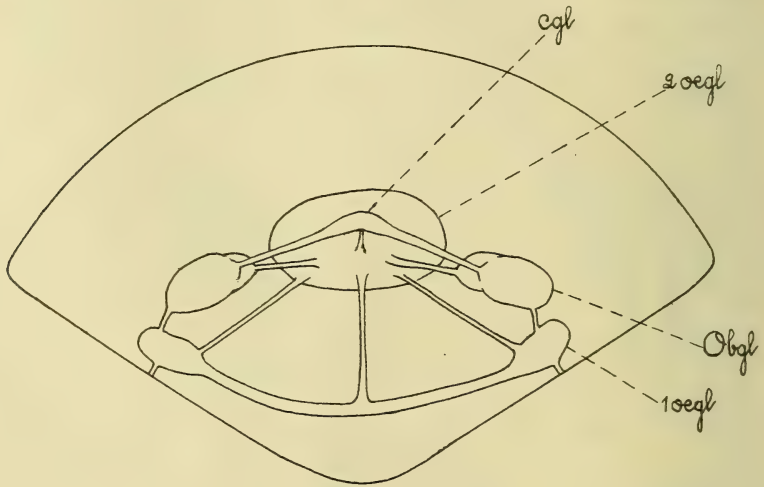
Nymphon grossipes-mixtum Kr. Die Spitze des oberen Schnabelantimers mit der Oberlippe — Ob — und ihren beiden Muskeln (= Dilatoren der Mundhöhle) — dm (v und h); a) mit schlaffen — b) mit zusammengezogenen Dilatoren.

lippenganglien stehen an ihrer ventralen Aussenseite mit dem ersten Oesophagealganglion in Verbindung, aber eine selbständige Konnektivverbindung zwischen den Oberlippenganglien und Ganglien in den beiden unteren Schnabelantimern habe ich nicht wahrnehmen können.

Die kommissuralen Nervenfasern, oder feinen Nervenfaserbündel zwischen den beiden Oberlippenganglien habe ich freilich beobachtet, aber es ist mir nicht gelungen sie vollständig zu verfolgen, dagegen sind die die Kommissur wahrscheinlich begleitenden Zellen, die auf Querschnitten durch die Schnabelspitze (siehe Taf. IX, Fig. 2) aussehen wie ein unregelmässiges Band von muskelfaserinnervierenden Ganglienzellen, deutlich zu sehen. Diese also gangliöse Kommissur verläuft ungefähr von der Mitte der Oberlippenganglien nach einer kleinen, mehr dorsal, in der Mittellinie des Antimers befindlichen gangliösen Anschwellung, welche mit einem besonderen, unpaarigen Konnektiv (siehe Taf. IX, Fig. 3 und Textfig. 4 und 6) mit dem zweiten Oesophagealganglion in Verbindung steht.

Ein bei *N. brevirostre* ziemlich kurzes aber kräftiges und mit Ganglienzellen versehenes Konnektivpaar verbindet die Oberlippenganglien mit dem zweiten Oesophagealganglion.

Dies sind die gröberen Züge des komplizierten Nervensystems der Schnabelspitze. Um ein völlig klares Bild von der intimen Verbindung zwischen dem Körperepithel (= Hypodermis) und diesen Ganglienzellsammlungen zu erhalten, und dies gilt nicht nur von der Schnabelspitze, sondern von dem ganzen Schnabel und dem Stomodaeum, ist eine an dazu geeignetem Material ausgeführte Spezial-Untersuchung erforderlich, welche wohl manches von Interesse darbieten würde.



Textfig. 6.

Nymphon brevirostre HODGE. Die vor den gangliösen Nervenstämmen gelegenen Kleinganglien des oberen Schnabelantimers von der Spitze des Antimers gesehen. Obgl — Oberlippenganglion; cgl gangliöse Anschwellung an der Kommissur zwischen den Oberlippenganglien; 1 oegl — erstes Oesophagealganglion; 2 oegl — zweites Oesophagealganglion.

Abteilung B. = Der vordere Teil des gangliösen Nervenstammes nebst einem Kleinganglion, dem ersten Oesophagealganglion (Textfig. 4).

Die Abteil. B beginnt mit dem ersten Oesophagealganglion, das sich, unmittelbar innerhalb des Stomodaeumepithels, wie eine Brücke dicht hinter der Oberlippe quer über das Antimer erstreckt (Textfig. 6 und 4). Man kann annehmen, dass es sich hier, ebenso wie es beim ersten Anblick mit den Oberlippenganglien der Fall zu sein schien, um ein Ganglienpaar handelt, dessen beide unregelmässig geformte Ganglien nur durch Ganglienzellen mit einander verbunden zu sein scheinen, da die Kommissur reichlich von solchen umgeben ist. Hier sind die Verhältnisse nämlich undeutlicher und die Ganglien weniger distinkt von der gangliösen Kommissur abgesetzt, als die Oberlippenganglien es waren. Ein jedes dieser kleinen Ganglien, die bei dieser Pantopodenart ebenso



klein, oder etwas kleiner sind als die Oberlippenganglien, scheint mit der Hypodermis in intimer Verbindung zu stehen, aber ausserdem innervieren sie jedes je einen Muskel von einem Muskelpaar. — Diese Muskeln liegen an den Seiten des Antimers und die Muskelfasern, die nahezu mit der Längsrichtung des Schnabels parallel laufen, heften sich an die Schnabelspitze und gehen von da in etwas schräger Richtung nach dem vordersten Teil des Oesophagus.

Es wurde zuvor erwähnt, dass dieses Ganglienpaar mit den Oberlippenganglien in Konnektivverbindung stehe. Ausser dieser ist eine ähnliche Verbindung zwischen ihnen und dem ersten Oesophagealganglion im rechten, resp. linken der unteren Antimeren vorhanden und ausserdem mindestens drei Konnektive — je eines von jedem der beiden Ganglien und eines von der gangliösen Kommissur (siehe Textfig. 4 und 6 und Taf. IX, Fig. 3). — Konnektive nach dem zweiten Oesophagealganglion des oberen Antimers.

Das zweite Oesophagealganglion (Taf. IX, Fig. 1, 3; Textfig. 4 und 6), das DOHRN u. a. als das vorderste Ganglion des Schnabels erwähnen, ist bei allen bisher anatomisch untersuchten Pantopodenarten, vielleicht mit Ausnahme von *Pycnogonum*, das grösste Ganglion des Schnabels.

Und auch bei *N. brevistro* ist es das grösste, zum Schnabelnervensystem gehörende Ganglion. Das Ganglion besteht aus einem Mantel von Ganglienzellen, am kräftigsten entwickelt auf der äusseren, also der dorsalen Seite, welcher Mantel eine zentrale Partie von Nervenfasern umschliesst, von welchen man mehrere Faserbündel durch das Ganglion passieren sieht. Auf Sagittalschnitten zeigt das Ganglion eine rhomboidische Form und auf Querschnitten ungefähr die Form eines niedrigen Paralleltrapezes, das nach innen gegen das Stomodaeumepithel zu am breitesten ist.

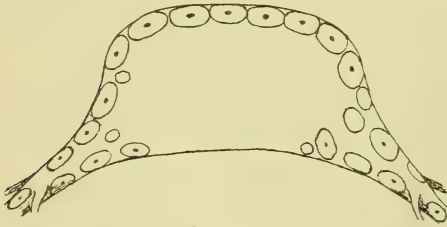
Das Ganglion innerviert die neben demselben befindlichen Partien der Muskulatur des Schnabels, wie dies zuvor DOHRN und andere erkannt und beschrieben haben. Auf die Innervation der Muskeln des Schnabels und des Oesophagus werde ich bei der weiteren Beschreibung des Schnabelnervensystems nicht eingehen, sofern sie nicht etwas besonders Bemerkenswertes zeigt. Und zwar darum, weil es schon zuvor bekannt ist, dass dieses Nervensystem die Innervation des im Zusammenhang mit der Schnabelentwicklung differenzierten Muskelsystems besorgt.

Die Verbindungen des Ganglions mit davorliegenden Nervelementen sind die oben beschriebenen, ausserdem steht es mittels eines besonders breiten, spärlich mit Ganglienzellen belegten Konnektivs (siehe Textfig. 4, 13 und Taf. IX, Fig. 4) mit entsprechenden Ganglien in den unteren Antimeren in Verbindung.

Hier möchte ich die Bemerkung einschalten, dass ich erst bei der Besprechung der Schnabelnerven (Schnabelnerven im Gegensatz zu gangliösen Nervenstämmen) das Verhältnis derselben zu dem Nervensystem, um das es sich nun handelt, erörtern werde.

Nach hinten, nach dem zweiten Oesophagealganglion, wird der gangliöse Nervenstamm des oberen Antimers fortgesetzt durch den Teil desselben, der eine solche Benennung erst recht verdient. Der Nervenstamm (Textfig. 4; Taf. IX, Fig. 1) ist hier in seiner allervordersten, sehr kurzen Partie relativ dünn, wird darauf schnell dicker und setzt sich nach hinten fort, um schliesslich dicht vor der Schnabelinsertion am dicksten und mit zwei recht deutlichen gangliösen Anschwellungen versehen zu werden, deren Entstehung durch die an diesem Teil des Schnabels reichlicher entwickelte Muskulatur veranlasst ist.

Der Nervenstamm (siehe den Querschnitt, Textfig. 7) ist an der Aussenseite glatt, und ausser den Anschwellungen an der Schnabelbasis hat er auch einige schwach markierte Einbuchtungen vor diesem, die dadurch verursacht werden, dass die dorsale Ganglienzellenschicht in gewissen Abschnitten unvollständig ist. Die Seitenteile sind mit zerstreuten Ganglienzellen versehen und von den Seiten ziehen gangliöse Konnektive nach den in demselben Abstand von der Schnabelspitze gelegenen Ner-



Textfig. 7.

*N. grossipes-mixtum*. Querschnitt durch den gangliösen Nervenstamm, wo ein Paar gangliöser Konnektive ausgeht.

venstammportionen der unteren Antimeren. Von den Konnektiven gehen feinere Nerven aus, welche wenigstens zum grössten Teil motorisch sind. Diese Konnektive sind anfänglich nicht so dicht, liegen aber nach hinten näher an einander und sind oft sehr schwer zu unterscheiden, obgleich sie am ganzen "Reusenapparat" (DOHRN) entlang regelmässig angeordnet

sind. Bei dieser Art (*N. brevirostre*) ist es mir gelungen 22 solche Konnektivpaare zu konstatieren (siehe Textfig. 4). Die beiden hintersten finden sich hinter den eben beschriebenen dicken, gangliösen Anschwellungen dicht vor der Schnabelinsertion. Hinter diesen Anschwellungen wird der gangliöse Nervenstamm sehr rasch schmaler.

An meinem Material ist es mir nicht gelungen hinreichend gute Bilder zu erhalten um das Verhältnis zwischen der Innenseite der Nervenstämmen und den zwischen dieser und der Cuticula des Oesophagus befindlichen Geweben mit Bestimmtheit klarlegen zu können, weshalb ich ganz davon absehe mich darüber zu äussern.

Abteilung C nimmt ihren Anfang bei der Schnabelinsertion nach dem letzten und kleinsten der um den Reusenapparat laufenden Konnektivringe, die unter Abteilung B beschrieben werden.

Es ist hier vielleicht angebracht noch einmal hervorzuheben, dass die Einteilung in drei Teile, die ich von dem speziellen Schnabelnervensystem und dem Nervensystem des Oesophagus gemacht habe, nur dazu dient die Beschreibung zu erleichtern. Bei der untersuchten Nymphonart

ist meine Einteilung auch insofern angemessen, als sich der sog. Reusenapparat nicht weiter nach hinten erstreckt, als bis zur Schnabelinsertion, aber bei der Gattung *Pallene* z. B. fallen bekanntlich diese Grenzen nicht zusammen, sondern der Reusenapparat setzt sich ziemlich weit in den "Hals" hinein und demnach bedeutend hinter die Insertion des Schnabels fort.

Hinter dem Reusenapparat scheint bei Nymphen *brevirostre* der Nervenstamm ganz aufzuhören, aber man kann doch sagen, dass er sich nach hinten fortsetzt bis zu der Stelle, wo der Oesophagus nach seiner charakteristischen Biegung in den Mitteldarm mündet (Textfig. 4; Taf. X, Fig. 8, *Oemü*, und Taf. XI, Fig. 16, *umb*). Diese Fortsetzung besteht allerdings nur aus sehr schwachen Nervenfaserbündeln und spärlich zerstreuten Ganglienzellen.

Gerade an der Aussenseite der eigentlichen Biegungsstelle des Oesophagus liegt eine kleine Ganglienzellensammlung auf jeder Seite der dorsalen Partie der Biegung. Dieses kleine Ganglienpaar (Taf. IX, Fig. 1; Textfig. 4, *loegl*), das den Abschluss des gangliösen Nervenstammes des Schnabelantimers bildet, steht wie die vorhergehenden zum speziellen Nervensystem des Schnabels und des Stomodaeums gehörenden Ganglienzellen in intimer Verbindung mit der Wand des Stomodaeums, innerviert aber ausserdem das bei Nymphen *brevirostre* schwach entwickelte Längsmuskelbündel, ein Derivat der ursprünglichen den Schlundring durchdringenden Muskulatur des Stomodaeums.

## II. Der gangliöse Nervenstamm in einem der unteren Schnabelantimeren.

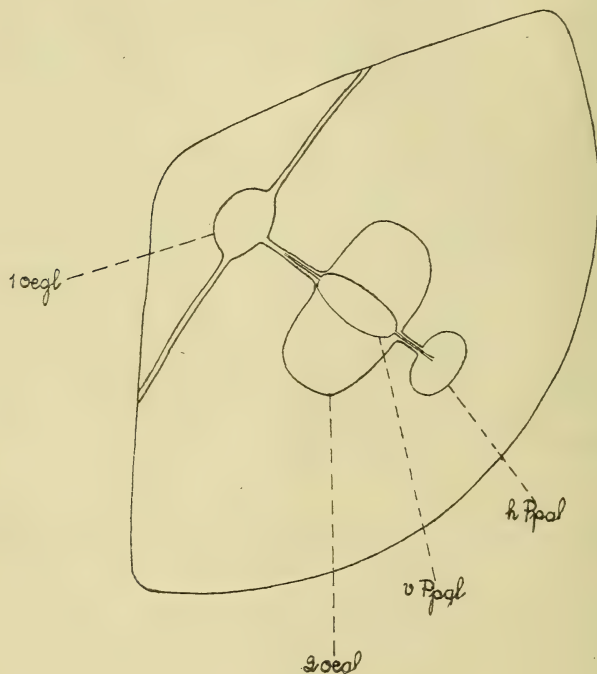
Die beiden unteren Schnabelantimeren sind in ihrem anatomischen Bau einander gleich.

Abteilung A (Textfig. 4 und 8; Taf. IX, Fig. 4, Taf. X, Fig. 9). Ebenso wie im oberen Antimer ein paar kleine Ganglien vorlagen, welche die Muskulatur der Oberlippe innervierten, befinden sich auch hier zwei ebenfalls kleine Ganglien, welche das bewegliche Stück der Schnabelspitze im unteren Antimer innervieren. Dieses bewegliche Stück (nach DOHRN Lippe) an der Spitze eines unteren Schnabelantimers nenne ich — einstweilen ohne nähere Motivierung — Pedipalpe, und die dazugehörenden Ganglien nenne ich Pedipalpganglien.

Die Lage der Pedipalpganglien im Verhältnis zur Schnabelspitze ist etwas verschieden von der der Oberlippenganglien, indem sie näher dem zweiten Oesophagealganglion und etwas näher der Aussenseite des Antimers liegen und nicht in ebenso naher Verbindung mit der Hypodermis stehen, wie es die Oberlippenganglien taten. Ihre Lage im Verhältnis zu einander ist eine ganz andere als die der Oberlippenganglien, welch



letztere ein Ganglienpaar bildeten, denn die Pedipalpganglien sind median und bestehen aus einem vorderen und einem hinteren Ganglion, die durch ein gangliöses Konnektiv verbunden sind. Das vordere Ganglion innerviert den vorderen der beiden Muskeln der Pedipalpe, das hintere Ganglion den hinteren Muskel. Dieses hintere Ganglion liegt bei dem zweiten Oesophagealganglion und zum Teil über dem vordersten Teil desselben. Die Pedipalpganglien stehen durch je ein Konnektiv in Verbindung mit dem zweiten Oesophagealganglion (Taf. X, Fig. 9, Textfig. 4 und 8),



Textfig. 8.

*N. brevistre*. Die vor dem gangliösen Nervenstamm gelegenen Kleinganglien eines unteren Schnabelantimers von der Spitze des Antimers gesehen. *Pogl* (*v* und *h*) — vorderes, resp. hinteres Pedipalpganglion; *1 oegl* — 1 Oesophagealganglion; *2 oegl* — 2 Oesophagealganglion.

und das vordere verbindet sich ausserdem durch ein Konnektiv mit dem ersten Oesophagealganglion (Taf. IX, Fig. 4 und Textfig. 4 und 8).

Abteilung B. Das erste Oesophagealganglion (Taf. IX, Fig. 4) ist ganz verschieden von demjenigen im oberen Antimer, weil es hier aus einem unpaarigen gedrungenen, median gelegenen, unregelmässig geformten Ganglion besteht, das durch zwei mediane Konnektive mit dem zweiten Oesophagealganglion in Verbindung steht und durch ein Konnektiv mit dem vorderen der Pedipalpganglien verbunden ist. Doch hat es vielleicht auch hier etwas von einer Brückenform, und zwar darum,

weil die von den Seiten des Ganglions ausgehenden Konnektive nach dem ersten Oesophagealganglion der zwei übrigen Antimeren ziemlich stark entwickelt sind. Die Konnektive innervieren nämlich die entsprechenden, obgleich im unteren Antimer nicht ebenso stark entwickelten Muskeln, die im oberen Antimer von dem ersten Oesophagealganglion des Antimers innerviert wurden.

Zwischen dem zweiten Oesophagealganglion im oberen und unteren Antimer sind, wie aus dem oben gesagten hervorgeht, bezüglich der ausgehenden Konnektive einige Abweichungen vorhanden. Diese Abweichungen beschränken sich nicht nur auf die vorderste Partie des Ganglions, sondern treten noch merklicher gegen die Mittelpartie auf, weil die breite Verbindung mit dem entsprechenden Ganglion des oberen Antimers etwas hinter der Mitte beginnt, während die vom zweiten Oesophagealganglion des oberen Antimers ungefähr zwischen der Mitte des Ganglions und dem vordersten Teil desselben ausgeht (siehe Taf. IX, Fig. 1, 4 und Textfig. 4).

Weil ein unteres Schnabelantimer bei allen von mir untersuchten Pantopoden etwas grösser ist als das obere, ist auch der hinter dem zweiten Oesophagealganglion fortlaufende Nervenstamm des unteren Antimers mit seinen Konnektiven etwas kräftiger entwickelt, obwohl er sonst in seiner vorderen Partie keine von denen des oberen Antimers abweichende Züge in seinem anatomischen Bau aufweist.

Die Abteilung B erstreckt sich indessen weiter nach hinten als dieselbe Abteilung des oberen Antimers, weil die untere Insertion des Schnabels weiter nach hinten gelegen ist als die obere. Diese Abteilung umfasst auch hier die sämtlichen von mir beobachteten Konnektive und Kommissuren nach dem oberen, bzw. unteren Antimer. Bei der Schnabelinsertion ist der Nervenstamm kräftiger angeschwollen, als er es im oberen Antimer war, und diese Anschwellung zeigt auf Sagittalschnitten eine charakteristische Dreieckform, weil die Ganglienpartie, welche die an der Aussenseite der Schnabelbasis befestigten Muskeln innerviert, sich gegen diese herunterschiebt (siehe *dglai* Taf. X, Fig. 6 und Textfig. 4).

Abteilung C. Diese besteht bei unserer Art nur aus zerstreuten Ganglienzellen, die an keiner Stelle ein Ganglion bilden, obwohl sie an der Mündung des Oesophagus in den Mitteldarm leichter zu entdecken sind, weil sie hier etwas, wenngleich kaum merkbar, zahlreicher sind.

---

Dies sind meine Beobachtungen an den sog. gangliösen Nervenstämmen bei Nymphen *brevirostre*.

Von diesen ganzen für die Pantopoden kennzeichnenden Nervensystem sind vorher nur die vordersten Teile von Abteilung B bekannt

gewesen, und nur HOEK hat wahrscheinlich das erste Oesophagealganglion im oberen Antimer gesehen, aus welchem er, allem Anschein nach ohne nähere Untersuchung, die Schlussfolgerung gezogen hat, dass demselben identisch gleiche Ganglien in den unteren Antimeren entsprechen. HOEK, obwohl der beste Kenner des Nervensystems der Pantopoden, teilte nämlich die übliche Auffassung, dass die drei Schnabelantimeren sich in bezug auf das Nervensystem unter einander gleich verhielten.

Eines der Resultate, das meine Untersuchung alsbald ergab, ist indessen die Feststellung, dass das Nervensystem des oberen Schnabelantimers keineswegs mit einem von denjenigen der unter einander gleichen, unteren Antimeren identisch ist.

Ein anderes Resultat ist der Nachweis einiger Tatsachen, die darauf hindeuten, dass das obere Schnabelantimer aus einer ursprünglich paarigen Anlage gebildet ist. Dies scheinen nämlich die, sowohl in der vordersten als auch in der hintersten Abteilung des gangliösen Nervenstammes des oberen Antimers paarig auftretenden Kleinganglien anzuzeigen, zu welcher Paarigkeit ein Gegenstück in den unteren Antimeren gänzlich fehlt.

Da ich eine relativ primitive Pantopodenform untersucht habe, sind natürlich diese Resultate — Verschiedenheit zwischen dem Nervensystem des oberen und des unteren Antimers und paariges Auftreten gewisser Ganglien des oberen Antimers — für die Pantopoden überhaupt gültig, und ich bin der Ansicht, dass das bei *Nymphon brevirostre* beschriebene Nervensystem als Ausgangspunkt für fernere vergleichende, anatomische Untersuchungen auf diesem Gebiet dienen kann.

Was dagegen die Frage nach der Lage und der mehr oder weniger starken Entwicklung der Ganglien und der gangliösen Anschwellungen anbelangt, so möchte ich nochmals hervorheben, dass man mit allen Generalisierungen sehr vorsichtig sein muss. So viel ist gewiss, dass die vielen und grossen Abweichungen des Schnabels und des Oesophagus, bei verschiedenen Arten, für die Entwicklung der gangliösen Nervenstämme eine sehr grosse und entscheidende Rolle spielen.

Betrachtet man z. B. Fig. 8, Taf. X von *Anoplodactylus petiolatus* KR., so findet man, dass die Abteilung C besonders kurz, aber ziemlich stark entwickelt ist, was zum Teil darauf beruht, dass der Oesophagus, wie aus Fig. 8 ersichtlich, hier augenscheinlich kräftiger entwickelt ist, während es ausserdem hauptsächlich die Abteilung C ist, die bei *A. petiolatus* die an der Schnabelbasis nach dem Oesophagus gehende kräftigere Muskulatur innerviert. Dagegen sind keine besonderen Ganglien an der Mündung des Oesophagus in das Mesodaeum zu sehen, u. a. weil der Muskel der den Schlundring durchdringt, bei diesem Pantopoden, wenigstens an dem von mir in Schnittserien zerlegten Exemplar, nur aus einem einzigen Paar Muskelfasern besteht (siehe *m*, Taf. XI, Fig. 17).



der mit seinem hinteren Ende dorsal vom Darm an Bindegewebe angeheftet ist.

Es kann von Interesse sein, diesen Muskelansatz zu erwähnen, weil er beweist, dass es auch in bezug auf dieses kleine Detail gefährlich ist zu generalisieren, wie es DOHRN gerade hinsichtlich dieses Muskels getan hat, indem er hervorhob, dass derselbe bei den Pantopoden von der Schnabelbasis durch den Schlundring nach der Körperwand gehe und dort angeheftet sei. Bei diesem *A. petiolatus*-Exemplar stellte sich indessen heraus, dass es sich in dieser Beziehung etwas abweichend verhielt.

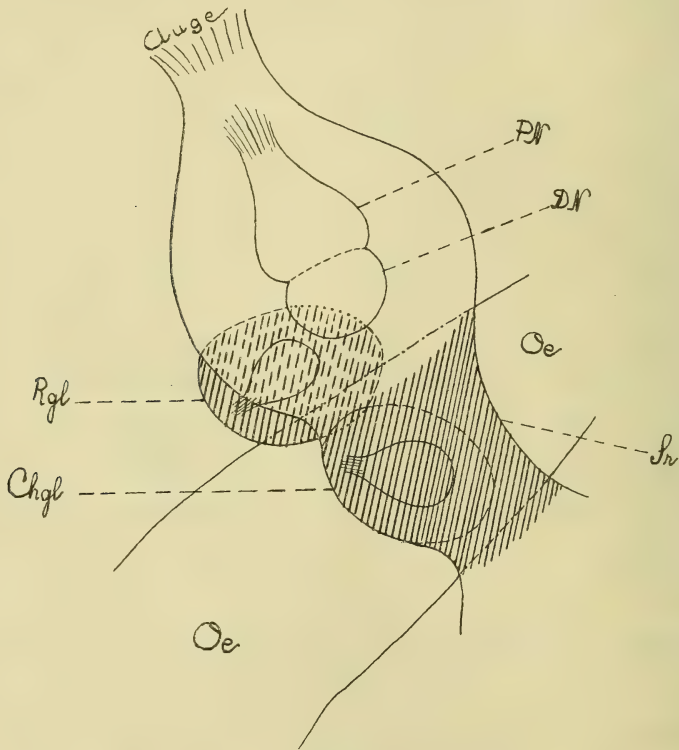
Bei *Colossendeis proboscidea* SAB. (siehe Taf. X, Fig. 10) ist, wie ja nach der starken durch den Schlundring gehenden Muskulatur und nach der mächtigen Entwicklung des Oesophagus zu erwarten war, das Nervensystem an der hinteren Oesophagusmündung sehr reich entwickelt; aus letzterer Ursache auch in den unteren Antimeren. An der vorderen, dorsalen Aussenseite der Biegung an der Oesophagusmündung liegt ein Doppelganglion und für jeden der unteren Antimeren eine an den lateralen Teilen der Biegung gelegene gangliöse Anschwellung. Das aus zwei Ganglien (dem letzten Ganglienpaar der Abt. C) zusammengeschmolzene Doppelganglion des oberen Antimers steht mittels Konnektive mit den gangliösen Anschwellungen der unteren Antimeren in Verbindung, welche mittels einer Kommissur mit einander verbunden sind. Demnach befindet sich bei *Colossendeis proboscidea* SAB. der letzte von allen Nervenringen des Schnabelnervensystems an der Mündung des Oesophagus im Mitteldarm.

### Das Gehirn und das untere Schlundganglion nebst den von ihnen ausgehenden Nerven.

Bei meiner Untersuchung dieser Abteilung des Nervensystems der Pantopoden gilt es vor allem zu konstatieren, wie viele Nerven oder Nervenpaare vom Gehirn und dem unteren Schlundganglion ausgehen, und die morphologische Bedeutung dieser Nervenpaare und ihrer Zentren im zentralen Nervensystem zu eruieren. Ferner habe ich mich darum bemüht die von HOEK beobachteten Nerven (siehe die Historik) wiederzufinden, sowie die Nerven bis zu den Körperteilen, die sie innervieren, zu verfolgen und ausserdem zu untersuchen, welches Verhältnis zwischen den gangliösen Nervenstämmen des Schnabels und dem zentralen Nervensystem obwaltet.

Als Typen wähle ich *Nymphon grossipes-mixtum* KR. für die Beschreibung des zentralen Nervensystems und den Austritt der Nerven aus demselben, und *Nymphon brevirostre* HODGE für die Beschreibung des weiteren Verlaufes der Nerven. Die Wahl von zwei Formen für die

folgende Beschreibung geschah aus technischen Gründen. Von *N. grossipes-mixtum* ist es mir gelungen eine vollständige und im grossen ganzen so gute Horizontalschnittserie zu erhalten, dass von den einschlägigen Verhältnissen das meiste an derselben beobachtet werden konnte. Dieser Typus gewährt auch den Vorteil, dass ich bei demselben die grösste von mir beobachtete Anzahl vom zentralen Nervensystem ausgehenden Nerven gefunden habe. Nach der Beschreibung des fraglichen Teils des



Textfig. 9.

*Boreonymphon robustum* BELL. Gehirn einer Larve in einem Stadium zwischen dem Protonymphonstadium und dem Stadium in Textfig. 19. Vorderhirn unschraffiert; Hinterhirn schraffiert; *PN* — Neuropilemma des Protocerebrums; *DN* — Neuropilemma des Deutocerebrums; *Sr* — Schlundring; *Rgl* — Rostralganglion mit Neuropilemmkern; *Chgl* — Chelicerganglion mit Neuropilemmkern; *Oe* — Oesophagus.

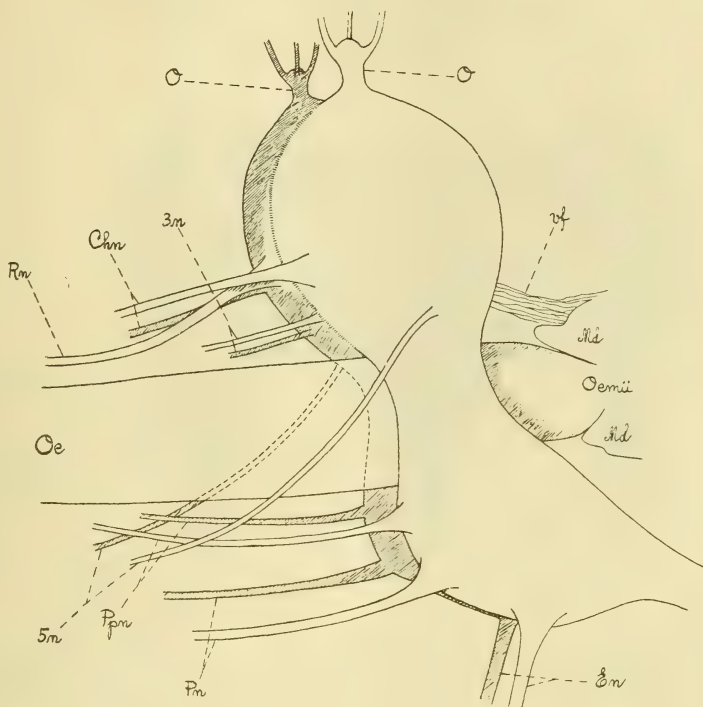
Nervensystems bei diesen zwei Typen, erwähne ich die Abweichungen, die ich bei einigen anderen Pantopodenarten beobachtet habe.

#### I. Das Gehirn und die von demselben ausgehenden Nerven.

Das Gehirn liegt ungefähr gerade unter dem Augenhügel (Taf. IX, Fig. 1) und zwar in dem Verhältnis zum unteren Schlundganglion, das

diese Photographie und die Photographie von *Boreonymphon robustum* BELL aufweist (Taf. XII, Fig. 20), obgleich der Schlundring bei dieser Art enger ist als bei *Nymphon*.

Das Gehirn ist durchaus nicht so einheitlich wie früher angenommen wurde, sondern besteht aus zwei in früheren Larvenstadien leichter zu unterscheidenden Partien, dem Vorderhirn und dem Hinterhirn (Textfig. 9). Vom Vorderhirn, das eine vordere und eine hintere Neuropilem-



Textfig. 10.

*Nymphon grossipes-mixtum*. Das Gehirn und das untere Schlundganglion mit den davon ausgehenden Nerven. *Oe* — Oesophagus; *Oe mü* — Oesophagus-Mündung in den Mitteldarm — *Md*; *O* — Sehnerv; *Rn* — Rostralnerv; *3 n* — Nerv Nr. 3; *Chn* — Chelicernerv; *5 n* — Nerv Nr. 5; *Ppn* — Pedipalpnerv; *Pn* — Palpnerv; *En* — Eierträgnerv; *vf* — viscerele Nervenfaserbündel.

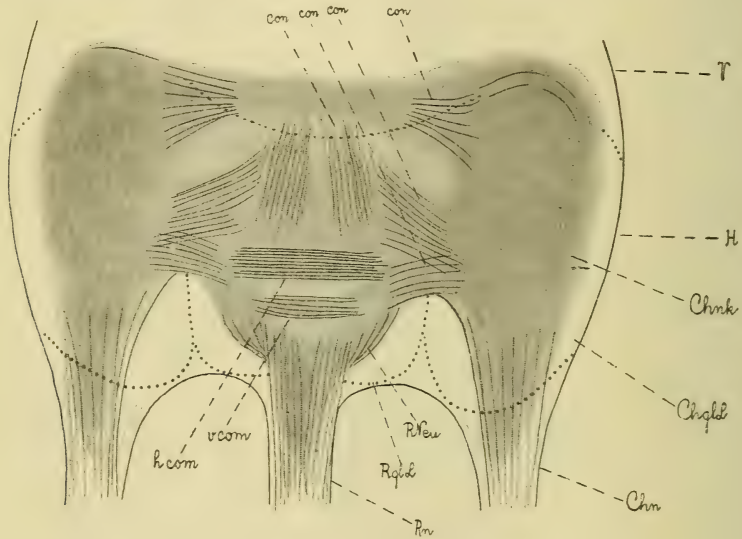
masse enthält, das aber von den frühesten von mir beobachteten Larvenstadien her unsegmentiert ist, gehen nur die Augennerven aus. Die zweite Gehirnabteilung, das Hinterhirn, besteht aus dem Schlundring, dem Rostralganglion und dem Chelicerganglion.

Vom Gehirn ausgehende Nerven (Textfig. 10):

1. Die *Sehnerven*. Siehe weiteres im Kapitel über die Augen.
2. Der *Rostralnerv* (= Schnabelnerv des oberen Antimers). Die embryologischen Untersuchungen haben uns gezeigt (siehe die Historik), dass die Cheliceren postoralen Ursprungs sind und dass ihre Nerven-



zentren sich im Verlauf der ontogenetischen Entwicklung nach vorn auf den vorderen Teil des Gehirns zu verschieben. Das Resultat dieser Verschiebung ist bei den verschiedenen Pantopodenarten etwas verschieden, und bei dieser Art sind die Chelicerennervenzentren nahezu auf dasselbe Niveau zu liegen gekommen wie die Zentren des Rostralnerven. Dieses Verhältnis ist indessen sekundär; primär liegen die Zentren des Rostralnerven zwischen dem Vorderhirn und den Nervenzentren des Cheliceren. Dies habe ich nur ganz kurz erwähnen wollen, um zu zeigen, mit welchem Rechte ich der Meinung bin, dass der Rostralnerv als der nächst



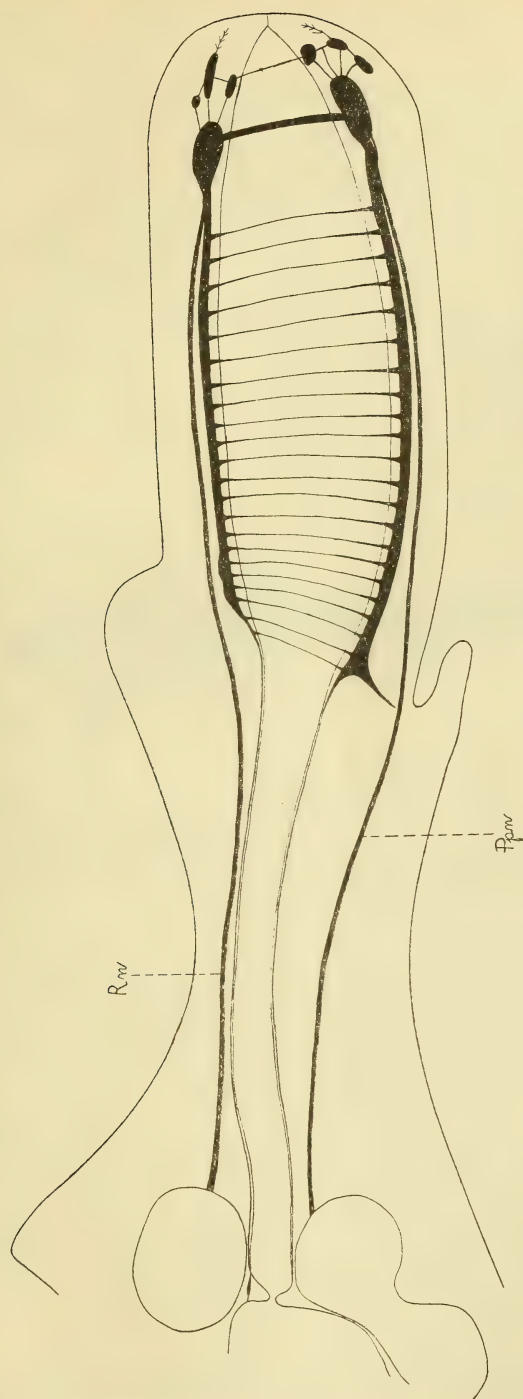
Textfig. 11.

*N. grossipes-mixtum*. Horizontalschnitt durch die beiden Ganglien des Hinterhirns, schematisch die Kommissuren und Konnektive des Rostralganglions und einige Konnektive des Chelicerenganglions zeigend. *ChglL* — Chelicerenganglionlobus; *RglL* — Rostralganglionlobus; *Chnk* — Neuropilemkerne im Chelicerenganglion; *RNeu* — Neuropilemma des Rostralganglions; *com* (*v* und *h*) — vordere und hintere Kommissur des Rostralganglions; *con* — Konnektiv; *V* — Vorderhirn; *H* — Hinterhirn; *Chn* — Chelicerennerv;

*Rn* — Rostralnerv.

dem Sehnerven vorderste der vom Gehirn ausgehenden Nerven aufzufassen ist, obwohl häufig die Nerven der Cheliceren sekundär mehr dorsal und also näher den Sehnerven ausgehen können, als es der Rostralnerv tut.

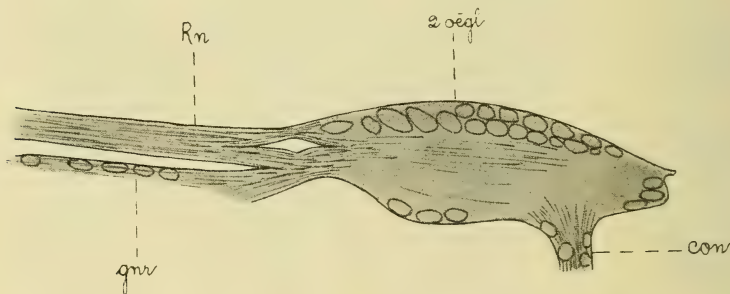
Nach vorn und dorsal sind die Neuropilemkerne des Rostralnerven schärfer abgegrenzt (*Rnk*, Taf. XI, Fig. 12 und 13), aber nach hinten gehen sie, durch starke Konnektive nach den Assoziationszentren des Vorderhirns, ohne markierte Grenze in das Neuropilem des Vorderhirns über. An den Aussenseiten, etwas ventral, stehen die Neuropilemkerne des Rostralnerven durch starke Konnektive mit dem Chelicerenganglion



Textfig. 12.

N. brevirostre. Die Figur zeigt das Verhältnis zwischen dem zentralen Nervensystem und den gangliösen Nervenstämmen des Schnabels, sowie den wahren Verlauf des Rostralnerven — *Rn* — und des einen der Pedipalpnerven — *Pm* — Vergleiche im übrigen die Textfig. 4, wo ausschließlich die gangliösen Nervenstämmе angegeben sind.

in Verbindung. Zwischen den beiden Neuropilemkernen des Rostralnerven befindet sich eine vordere, etwas schwächere und eine hintere, stärkere Kommissur, die vordere unbedeutend ventraler als die hintere. Diese Kommissuren sind beide praeoesophageal (siehe Textfig. 11 und Taf. XI, Fig. 15). Da ich im Anschluss an den unpaarigen Rostralnerven von den Zentren dieses Nerven sprach, könnte man danach mutmassen, dass der Rostralnerv erst sekundär unpaarig geworden sei. Dies ist auch der Fall, was sehr deutlich aus den Schnittphotographien (Taf. XI, Fig. 12, 13, 14, 15) hervorgeht, welche zeigen, dass der Nerv von einem Paar dicht an einander liegenden, aber deutlich getrennten Neuropilemkernen, etwas ventral inmitten des Gehirns, ausgeht. Von diesen Neuropilemkernen geht (siehe Taf. IX, Fig. 1; Taf. X, Fig. 8; Taf. XI, Fig. 11 und die Textfig. 10, 12, 15) der Rostralnerv, vollkommen unabhängig und anfänglich recht weit getrennt vom gangliösen Nervenstamm



Textfig. 13.

*N. brevirostre.* Zeigt die Teilung des Rostralnerven beim Eintritt in das zweite Oesophagealganglion. *Rn* — Rostralnerv; *gnr* — gangliöser Nervenstamm des oberen Antimers; *2 oegl* — zweites Oesophagealganglion; *con* — das vom zweiten Oesophagealganglion im oberen Antimer nach dem zweiten Oesophagealganglion des unteren Antimers der entsprechenden Seite ausgehende Konnektiv.

des Schnabelantimers aus. Der Rostralnerv biegt indessen zuerst etwas nach unten, so dass er sich diesem Nervenstamm (Textfig. 12) nähert, verläuft aber dann über demselben und diesem entlang nach vorn, was auch dem Rostralnerven den Namen äusserer Schnabelnerv des oberen Schnabelantimers (DOHRN) verliehen hat. Der Rostralnerv läuft also dorsal vom Oesophagus und mitten zwischen den vorwärtsgerichteten Darmdivertikeln (siehe DOHRN'S Arbeit und meine Textfig. 14 und 15), dringt in den Schnabel ein, wo er nach vorn, dem Septum folgend und in der Nähe der Schnabelspitze dicht an der Aussenseite des gangliösen Nervenstammes verläuft. Darauf tritt er, indem er sich in einen oberen und einen unteren Ast teilt (Textfig. 13; Taf. IX, Fig. 1), in das zweite Oesophagealganglion ein.

Ich habe den weiteren Verlauf der Fasern des Rostralnerven nicht absolut sicher feststellen können, doch verläuft ein Teil derselben weiter



gerade durch das zweite Oesophagealganglion und innerviert davor liegende Körperteile. Ich hoffe später Gelegenheit zu finden dieses Verhältnis näher zu untersuchen.

Die einzige Verbindung, die es mir gelungen ist zwischen dem zentralen Nervensystem und dem gangliösen Nervenstamm des oberen Schnabelantimers zu entdecken (Textfig. 12), ist gerade dieser Eintritt des Rostralnerven in das zweite Oesophagealganglion.

Ich habe noch nicht sicher entscheiden können, ob auch dünne Nervenfaserbündel vom vorderen Teil des Hinterhirns nach den gangliösen Nervenstämmen ausgehen.

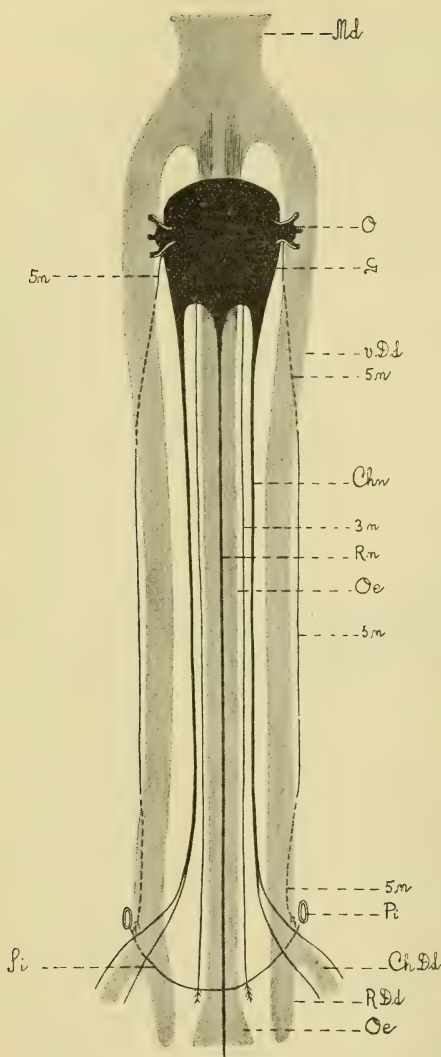
Nach hinten, auf demselben Niveau, wie die Zentren des Rostralnerven, gehen vom Gehirn dünne Nervenfaserbündel nach dem Darm aus (Textfig. 10).

3. Die *Nerven Nr. 3*. Ein kleines Nervenpaar, das ich nur bei *N. grossipes-mixtum* beobachtet habe, wo ich auch die dünnen Nerven verfolgen konnte. Diese gehen vorne (Taf. XI, Fig. 16) von ein paar sehr kleinen Zentren aus, die wie eine Differenzierung in den Neuropilemkernen des Rostralnerven schwach hervortreten und sich darauf nach vorn, je einer auf jeder Seite des Rostralnerven bis zur Schnabelinsertion dicht unter den Cheliceren (Textfig. 14 und 15) fortsetzen. In der Nähe der Schnabelinsertion divergieren die Nerven etwas und verzweigen sich in muskelinnervierende Äste zu beiden Seiten des dorsalen Teiles der Schnabelinsertion.

4. Die *Chelicerennerven*, die von den Zentren ausgehen, welche die Aussenseite des Hinterhirns bilden und deren Lage im Verhältnis zu den Zentren des Rostralnerven aus Taf. XI, Fig. 12–15 ersichtlich ist.

In gleicher Weise, wie die Neuropilemkerne des Rostralnerven, steht auch die Neuropilemasse des Chelicerenganglions mittels Konnektiven und ohne markierte Grenze mit dem Neuropilem des Vorderhirns in Verbindung. Die Kommissuren des Chelicerenganglions sind suboesophageal, eine praeoesophageale Kommissur habe ich nicht feststellen können. Aus den ebenerwähnten Figuren geht auch hervor, dass die Chelicerennerven vollständig unabhängig vom Rostralnerven ausgehen. Je einer auf jeder Seite des Rostralnerven, parallel und ohne Verbindung mit diesem verlaufen sie nach den Cheliceren und treten in diese ein. (Textfig. 14 und 15).

5. Die *Nerven Nr. 5*. Ein paar ganz dünne Nerven, die (Taf. XI, Fig. 16; Taf. XII, Fig. 18, 19) von ein paar ebenfalls kleinen, aber etwas deutlicher hervortretenden "Zentren" als die Zentren der sehr schwachen Nerven Nr. 3 auszugehen scheinen. Diese "Zentren" sind an der Aussenseite des obersten Teiles des Schlundringes gelegen und sind nur Verdickungen an den Nerven — bedingt von reicherer Entwicklung der Stützgewebe an den Stellen, wo die Nerven vom zentralen Nervensystem ausgehen. — Die Nerven haben ihre Wurzeln im vordersten Ganglion des



Textfig. 14.

*N. grossipes-mixtum*. Das Gehirn und die davon ausgehenden Nerven gerade von oben gesehen. Der Verlauf der Nerven im Verhältnis zu einander, zum Oesophagus und zu den vorderen Darmdivertikeln. *G* — Gehirn; *O* — Sehnerv; *Rn* — Rostralnerv; *3 n* — Nerv Nr. 3; *Chn* — Chelicerennerv; *5 n* — Nerv Nr. 5; *Oe* — Oesophagus; *Md* — Mitteldarmdivertikel der Cheliceren; *RDd* — Darmdivertikel des oberen Schnabelantimers;

*Si* — Insertion des Schnabels;

*Pi* — Palpininsertion.

unteren Schlundganglions. Von der Aussenseite des obersten Teiles des Schlundringes verlaufen die Nerven nach vorn längs der Innenseite der vorwärts gerichteten Darmdivertikel, biegen aber dicht vor dem Schlundring ziemlich scharf nach unten und verlaufen zuerst unter den Darmdivertikeln, darauf etwas nach oben und weiter an der ventralen Aussenseite der Darmdivertikel entlang bis an die untere Schnabelinsertion, gerade oberhalb der Insertionsstellen der Palpen. Hier teilen sich die Nerven und innervieren die Muskeln bei der Schnabelinsertion.

## II. Das untere Schlundganglion und die von demselben ausgehenden Nerven.

6. Die *Pedipalpnerven* (näheres, warum ich ihnen diesen Namen gebe, weiter unten) = die äusseren Schnabelnerven der unteren Schnabelantimeren DOHRN.

Die *Pedipalpnerven* gehen von einem Paar im vordersten Teil des Schlundganglions gelegenen Nervenzentren aus (Taf. XII, Fig. 21–24), verlaufen darauf direkt nach den respektiven Schnabelantimeren und treten in diese ein, worauf jeder *Pedipalpnerv* nach vorn zieht, unabhängig von dem gangliösen Nervenstamm, aber ziemlich dicht an seiner Aussenseite entlang, um schliesslich in das zweite Oesophagealganglion einzutreten (Taf. IX, Fig. 1 und Textfig. 12, 15).

Im unteren Schnabelantimer ist das Verhältnis prinzipiell dasselbe,





wie im oberen Antimer, indem der Pedipalpnerv sich beim Eintritt in das zweite Oesophagealganglion in einen oberen und einen unteren Ast teilt und ein Teil seiner Nervenfasern sich durch dieses Ganglion fortsetzen und darauf nach dem vorderen und hinteren Pedipalpganglion verlaufen.

Dies ist die einzige Verbindung, die ich bisher zwischen dem gangliösen Nervenstamm eines unteren Antimers und dem zentralen Nervensystem habe beobachten können.

Die Zentren der Pedipalpnerven stehen durch eine vordere schwächere und eine hintere mehr markierte Kommissur mit einander in Verbindung.

7. Die *Palpennerven* gehen vom mittleren Paar der drei Paar Nervenzentren des unteren Schlundganglions aus (Taf. XII, Fig. 20–24).

8. Die *Nerven der Eierträger* gehen vom hintersten der drei Paar Nervenzentren des unteren Schlundganglions aus (Taf. XII, Fig. 20–24).

Die Nerven Nr. 7 und 8 sind so wohlbekannt, dass sie hier nicht des weiteren beschrieben zu werden brauchen.

Das nun beschriebene Nervensystem ist bei den beiden als Typen ausgewählten Nymphonarten gleich, mit Ausnahme der Nerven Nr. 3, die ich bisher nur bei Nymphon grossipes-mixtum angetroffen habe.

### Allgemeines über das Nervensystem.

In bezug auf die Innervation der Cheliceren und auf das strittige Verhältnis der Chelicerennerven zum Rostralnerven stimmen alle die von mir untersuchten Pantopodenarten näher mit HOEKS, als mit DOHRNS Beschreibungen überein.

1. habe ich nicht sehen können, dass ein Ast vom Augennerv in die Chelicere auf derselben Seite eindringe und ich muss annehmen, dass DOHRNS Beobachtung einen nach dem vorderen Teil der Hypodermis des "Halses" gehenden Nervenast betrifft.

2. habe ich, wie auch HOEK, beobachtet, dass die Chelicerennerven besonders gut getrennt vom Rostralnerven ausgehen, was ja auch sehr deutlich auf meinen Schnittphotographien zu sehen ist. Aber ich will darum nicht behaupten, dass DOHRN in diesem Fall einen Irrtum begangen habe, wenn er angibt, dass die Chelicerennerven und der Rostralnerv zusammen wie ein mächtiger Stamm ausgehen, welcher bald nach seinem Abgang aus dem Gehirn die Nerven für die Cheliceren abgebe. Denn es wäre ja denkbar, dass die proximalen Teile des Rostralnerven und der Chelicerennerven sich bei gewissen Pantopodenarten einander nähern oder sogar zusammenschmelzen. Eine mit moderneren technischen Hilfsmitteln vorgenommene Prüfung des Baues des Nervensystems bei den von DOHRN untersuchten Pantopodenarten könnte also von grossem Interesse sein. Denn sollte es sich herausstellen, dass

DOHRNS Beobachtung vollkommen exakt ist, so wäre es ja denkbar, dass manche Variationen im Pantopodennervensystem die Lösung oder einen Beitrag zur Lösung der bisher tatsächlich nahezu unaufgeklärten Frage von der gegenseitigen Gruppierung der Pantopoden gewähren könnte.

Andere Variationen im Nervensystem bestehen z. B. darin, dass das Vorhandensein der Nerven Nr. 3 nur bei Arten der Gattung *Nymphon* konstatiert worden ist und dass demnach diese Nerven vermutlich nicht bei allen Pantopoden entwickelt sind; ferner die bei verschiedenen Arten verschieden weit vorgeschrittene Cephalisation der Nervenzentren der Cheliceren; der variierende Abgang der Nerven Nr. 5 aus dem zentralen Nervensystem etc. Einige äussere stark hervortretende habituelle Charaktere verursachen auch verschiedene Variationen im Nervensystem; bei *Anoplodactylus petiolatus* KR. z. B. ist der Sehnerv sehr lang und die Chelicerennerven gehen schräg nach oben aus und offenbar oberhalb des Rostralnerven. Bei dieser Gattung beruht dieses Verhältnis auf der halsartigen Verlängerung des Körpers zwischen der Basis des Schnabels und dem Augenhügel und der Lage des Gehirns über der Mitte der Schnabelbasis (siehe Taf. X, Fig. 8).

3. habe ich an den von mir untersuchten Pantopoden nicht beobachten können, dass die Cheliceren einen Ast von "den Nerven der unteren Schnabelantimeren" empfangen und ich kann nicht umhin an der Zuverlässigkeit der Beobachtung DOHRNS Zweifel zu hegen.

DOHRNS Auffassung von der Innervation des Schnabels — dass jedes Schnabelantimer vom zentralen Nervensystem einen Nerven empfangt, der sich beim Eintritt in das Schnabelantimer in einen äusseren und einen mit gangliösen Anschwellungen versehenen inneren Ast teilte — ist, wie ich vermute, so entstanden, dass DOHRN ungefähr ähnliche Verhältnisse gesehen hat wie in den unteren Schnabelantimeren bei diesen von mir untersuchten *Nymphon*arten. Denn, da der Pedipalpnerv bei diesen in das untere Antimer eindringt, verläuft er dicht an der einen Spitze des triangulären Schnabelinsertionsganglions des gangliösen Nervenstammes, was ein ähnliches Bild geben könnte, wie wenn der Pedipalpnerv sich wirklich verzweigte, was indessen nicht der Fall ist.

HOEK behauptete, dass der Rostralnerv und die Pedipalpnerven sich mit dem gangliösen Nervenstamm in der dem zweiten Oesophagealganglion zunächst gelegenen gangliösen Anschwellung der Abteilung B und nicht, wie DOHRN es beschrieben hat, im zweiten Oesophagealganglion vereinigen. Ich habe nur beobachtet, dass diese Nerven in das zweite Oesophagealganglion eintreten, obwohl sie vorher in mehr oder weniger intimem Kontakt mit der Abteilung B stehen können, ein Verhältnis, das HOEK an seinen Dissektionspräparaten vermutlich nicht entscheiden konnte. Doch will ich die Richtigkeit von HOEKS Beschreibung nicht bestreiten, weil auch dieses anatomische Detail Variationen unterworfen sein kann.

Alle meine Vorgänger sind der Meinung gewesen, dass die drei Antimeren des Schnabels, was den Bau des Nervensystems anbelangt, unter einander vollkommen übereinstimmend seien, aber es hat sich herausgestellt, dass dies nicht der Fall ist, indem das Nervensystem des oberen Antimers von demjenigen eines unteren Antimers wesentlich verschieden ist. Die Oberlippenganglien sind paarig und im Verlauf des gangliösen Nervenstammes des oberen Antimers finden sich einige kleine Ganglienpaare entwickelt. Ausserdem geht der Rostralnerv von einem paarigen Zentrum im Gehirn aus. Dies beweist ja klar, dass das obere Schnabelantimer paarig angelegt wird, und vermutlich, wenigstens die vordersten Teile, von einem ursprünglich paarigen Gebilde herkommen dürften. Ob dieses Gebilde bei seinem ersten Auftreten praeoral oder postoral gewesen sei, darüber kann wohl die ontogenetische Entwicklung der Pantopoden keinen sicheren Aufschluss gewähren, weil der Schnabel laut übereinstimmenden Angaben von den Embryologen bereits in einem sehr frühen Stadium in seiner im Prinzip nahezu definitiven Form auftritt.

Wie schon erwähnt, habe ich nur ganz wenige Untersuchungen an Larvenformen machen können. An diesen habe ich die Neuropilemmas des Vorderhirns als ein paar grosse vordere und ein paar etwas kleinere hintere Neuropilemkerne, mit deutlicher Absperrung der beiden Paare gegen einander beobachten können; die Zentren des Rostralnerven wie ein Paar mediane, vor dem Vorderhirn gelegene, deutliche Neuropilemkerne und die Zentren der Chelicerennerven seitlich gestellt, im proximalen Teil des Schlundringes (Textfig. 9).

An diesen Larven war der Abstand relativ bedeutend grösser zwischen den Zentren der Chelicerennerven und dem Vorderhirn sowie zwischen den Zentren der Chelicerennerven und denjenigen des Rostralnerven, als dies bei Imagines der Fall ist (Vergl. Textfig. 9; Taf. XI, Fig. 12, 15). Dies deutet vielleicht auf eine ursprünglich freiere Lage dieser drei Gehirnpartien von einander. Wenigstens scheint die bei Imagines gewisser Arten vorhandene intime Verbindung zwischen den Zentren des Rostralnerven und denjenigen der Chelicerennerven sekundär zu sein, was mir aus der bei verschiedenen Pantopodenarten verschieden weit vorgeschrittenen Cephalisation der Zentren der Chelicerennerven hervorzugehen scheint, während gleichzeitig die Zentren des Rostralnerven unverändert praeoesophageal gelegen sind.

Aber da die Zentren des Rostralnerven bei der Larve deutlicher als bei Imagines auch vom Vorderhirn abgegrenzt sind, so könnte dies wahrscheinlich machen, dass die Zentren des Rostralnerven ein erstes Bauchganglion, Rostralganglion, bilden könnten, das im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung der Pantopoden sehr früh cephalisiert worden wäre. Und tatsächlich muss dies auch als zutreffend angesehen werden, denn ausser der Tatsache, dass das Rostralganglion embryonal eine freiere Lage zwischen dem Vorderhirn und dem Chelicerenganglion hat, hat auch



das Rostralganglion, wie zuvor erwähnt, zwei Kommissuren; eine vordere schwächere und eine hintere etwas stärkere. Also ein Kommissurenverhältnis, das mit demjenigen der sämtlichen übrigen Bauchganglien übereinstimmt, denn diese haben alle eine schwächere vordere, ventrale und eine stärkere hintere, dorsale, Kommissur. Diese Kommissuren des Rostralganglions sind indessen praeoesophageal, im Gegensatz zu den Kommissuren der folgenden Ganglien.

Zum vorderen Segment, das von einem Bauchganglion innerviert wird, gehört primär auch ein Paar Extremitäten, und es fragt sich nun, ob etwas darauf hindeuten kann, dass ein solches Extremitätenpaar jemals existiert habe, oder eventuell immer noch existiere. Auf diese Frage, wie auch auf die Ursache des praeoesophagealen Verlaufes der Rostralganglienkommissuren komme ich im folgenden Kapitel zurück.

Die Nerven Nr. 3 gehen von denselben Neuropilemassen wie der Rostralnerv aus und innervieren einige Muskeln an der oberen Schnabelinsertion.

Die Nerven Nr. 5 innervieren Muskeln, die sich aller Wahrscheinlichkeit nach gleichzeitig mit der Schnabelentwicklung herausdifferenziert haben, und die dazu dienen den Schnabel abwärts und nach den Seiten zu biegen.

HOEK hat konstatiert, dass 4 Nervenpaare bei *Colossendeis megalonyx* HOEK vom unteren Schlundganglion ausgehen. Das kleinste dieser Nervenpaare geht in nächster Nähe vom Schlundring aus, und zwar eigentlich vom unteren Teil des Schlundringes, obgleich mit seiner Wurzel im vordersten Teil des unteren Schlundganglions, von wo es vorwärts nach den unteren Schnabelantimeren verläuft und in diese eindringt. Bei *Colossendeis proboscidea* SAB. habe ich auch dieses von der Aussenseite des unteren Teiles des Schlundringes ausgehende Nervenpaar gefunden und dasselbe nach vorn verfolgt, aber nicht gesehen, wo es endigt.

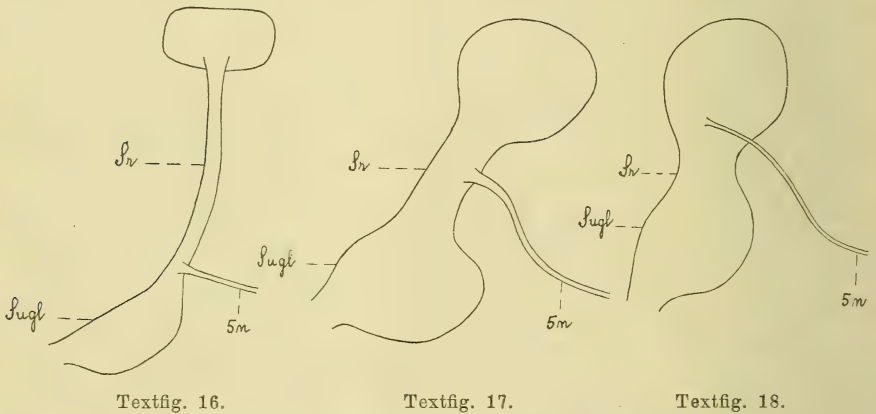
Bei *Boreonymphon robustum* BELL habe ich ein von der Aussenseite der Mitte des Schlundringes ausgehendes Nervenpaar entdeckt (siehe Taf. XII, Fig. 20) und dieses verfolgt bis die Nerven sich dicht an der Insertionsstelle der Palpen verzweigen und Muskeln bei der Insertion des Schnabels innervieren. Einige Äste dringen auch ein kurzes Stück in die unteren Schnabelantimeren ein. Die Lage des Nervenpaares an der Aussenseite des Schlundringes und der weitere Verlauf der Nerven zeigt, dass dieses Nervenpaar mit den Nerven Nr. 5 des Nymphon *grossipes-mixtum* homolog ist, was auch aller Wahrscheinlichkeit nach mit dem vom unteren Teil des Schlundringes der obenerwähnten *Colossendeis*-arten ausgehenden Nervenpaar der Fall ist. Aber die Nerven Nr. 5 gingen bei *N. grossipes-mixtum* vom vorderen Teil des Hinterhirns aus! Zieht man nun in Betracht, dass bei den Pantopoden während ihrer Entwicklung eine Verschiebung des vordersten Teiles der Bauchganglionkette nach oben gegen das Gehirn erfolgt, und bedenkt man

ferner, dass *Colossendeis proboscidea* einen sehr weiten, *Boreonymphon robustum* einen recht engen und *N. grossipes-mixtum* den engsten Schlundring von diesen Pantopodenarten hat (siehe die Textfig. 16, 17, 18), so ist dieses Verhältnis erklärlich.

Einen Beweis dafür dass eine solche Verschiebung dieser Nerven tatsächlich stattgefunden hat, sehe ich darin, dass bei den Larven von *Boreonymphon robustum* dieser Nerv Nr. 5 relativ viel weiter unten am Schlundring ausgeht als bei Imagines.

Die Nerven Nr. 3 und Nr. 5 können wohl am richtigsten als accessorisch bezeichnet werden.

Wie aus meiner Historik ersichtlich ist, sind in bezug auf die ursprüngliche Anzahl Ganglien im unteren Schlundganglion scharf geteilte Meinungen hervorgetreten. Bei den Versuchen den Pantopodenschnabel



Textfig. 16.

Textfig. 17.

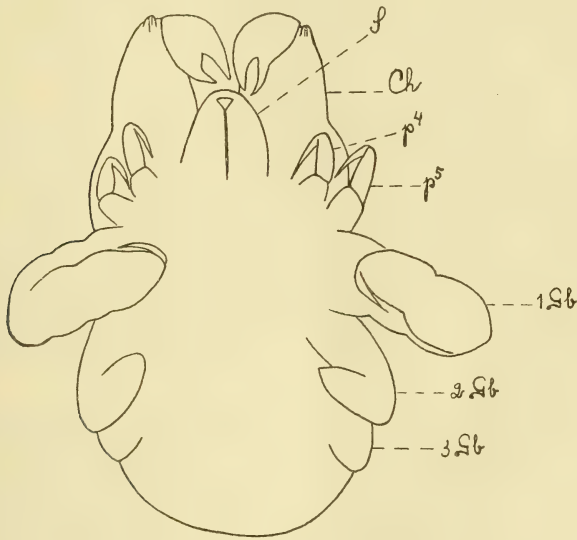
Textfig. 18.

Diese drei Figuren zeigen drei von mir beobachtete, verschiedene Ausgangsstellen der Nerven Nr. 5 — 5n — vom zentralen Nervensystem. Fig. 16. — *Colossendeis proboscidea* SAB.; Fig. 17. — *Boreonymphon robustum* BELL; Fig. 18. — *Nymphon grossipes-mixtum* KR.; Sr — Schlundring; Sugl — unteres Schlundganglion.

nach LATREILLES Muster zu deuten, vertrat ADLERZ die Ansicht, dass das untere Schlundganglion aus drei zusammengeschmolzenen Ganglien bestehe. Dies wurde indessen von MEINERT bestritten. Obgleich auf einem ganz anderen Wege und mit ganz anderen Gesichtspunkten als ADLERZ, bin ich doch zu einer ungefähr ähnlichen Auffassung von dem unteren Schlundganglion gekommen wie er.

Wie aus Taf. XII, Fig. 21–24 hervorgeht, gehen die Pedipalpnerven von deutlich markierten Neuropilemkernen im vordersten Teil des unteren Schlundganglions aus. Es sind diese Neuropilemkerne, von welchen die Nerven Nr. 5 ursprünglich ausgehen. Wenn MEINERT sagt, er habe beobachtet, dass die Differenzierung der Neuropilemkerne der Ganglien erst während eines späteren Stadiums der Entwicklung erfolge, und aus diesem Grunde die Tatsache, dass drei deutliche Neuropilemkerne

im unteren Schlundganglion vorhanden sind als eine sekundäre Differenzierung ansehen will, so irrt er sich in diesem Falle. Bei Boreonymphonlarven, sogar in einem so vorgeschrittenen Stadium, wie dem, welches am nächsten mit dem Stadium IV (DOGIEL) in der Entwicklung des Chaetonymphon spinosum (Textfig. 19) übereinstimmt, ist nämlich das vorderste Paar Neuropilemkerne des unteren Schlundganglions (von welchem die Nerven Nr. 5 und die Pedipalpnerven ausgehen) schärfer von dem Paar Neuropilemkernen getrennt, von welchem die Palpnerven ausgehen, als dies bei Imagines der Fall ist. Aber in diesem Larvenstadium gehen die Nerven Nr. 5 in relativ grösserer Nähe von den Pedipalpnerven aus, als bei den völlig entwickelten Tieren. An diesen



Textfig. 19.

Chaetonymphon spinosum GOODSIR, Stadium IV (DOGIEL) von der Unterseite gesehen. *S* — Schnabel; *Ch* — Cheliceren; *p*<sup>4</sup> und *p*<sup>5</sup> — die rudimentären Gangbeine; 1-, 2-, 3 *Gb* — erstes, zweites, drittes Gangbein. Figur nach DOGIEL.

Larven ist also das gemeinsame Zentrum für die Nerven Nr. 5 und die Pedipalpnerven einheitlicher und freier, als bei den erwachsenen Tieren. Dass es sich hier um ein besonderes Ganglion handelt, geht, wie mir scheint, ganz klar daraus hervor, dass die Neuropilemmassen der beiden Seiten, ebenso wie die Neuropilemmassen der übrigen Bauchganglien durch zwei Kommissuren verbunden sind. Aber dieses Ganglion ist weniger deutlich abgesetzt und mehr deformiert worden auf Grund der frühen Schnabelentwicklung und der Verschiebung der Nerven Nr. 5 nach oben im Schlundring. Vor diesem Ganglion liegt dasjenige, welches die Cheliceren innerviert und hinter demselben liegt das Ganglion, das die Palpen innerviert. Also: sowohl vor als auch hinter diesem Ganglion



liegt je ein zu jedem der mit einem Extremitätenpaar versehenen Segmente gehörendes Ganglion. Dies hat MEINERT die natürliche Veranlassung gegeben zu folgern, dass auch dieses zwischenliegende Ganglion ein Segment mit dazugehörigem Extremitätenpaar innervieren müsse, um es überhaupt als ein den beiden übrigen ebenbürtiges Ganglion ansehen zu können. Aber dieses Extremitätenpaar, sagt MEINERT, könnten dann nur die beiden untersten Schnabelantimeren sein, und von diesen behauptet MEINERT, ebenso wie auch die Mehrzahl Pantopodenkenner, dass sie unmöglich als ein Extremitätenpaar gedeutet werden können.

Nunwohl, warum sollten aber notwendig gerade die unteren Schnabelantimeren dieses Extremitätenpaar bilden?

Wenn ein unterer Teil von einem Segment sich nach vorn verlängert und an der Spitze dieser Verlängerung ein Paar deutliche Extremitäten trägt, würde es niemandem einfallen zu bezweifeln, dass wir ein aus einem Körpersegmentteil bestehendes Gebilde — hier Schnabelgebilde — mit einem Paar Extremitäten an der Spitze vor uns haben. — Betrachten wir z. B. die Curculioniden unter den Coleopteren, so geben ja diese ein vorzügliches Beispiel dafür, wie ein Schnabel aus nach vorn verlängerten praeoralen und postoralen Segmenten gebildet wird, die an der Spitze des Schnabels die Mundextremitäten tragen. — Würden dann während der phylogenetischen Entwicklung die peripheren Teile von diesen Schnabelextremitäten wegfallen und nur ein bewegliches Basalstück übrig bleiben, so bliebe ja der Schnabelbau doch im Prinzip derselbe.

Um auf die Pantopoden zurückzukommen, so wissen wir, dass Segmentverlängerungen bei ihnen sehr gewöhnlich sind; wir brauchen nur an den bei vielen Arten langen "Hals" zu denken. Ferner scheint es weder im Bau des Nervensystems noch in der ontogenetischen Entwicklung etwas zu geben, das darauf deutete, dass die unteren Schnabelantimeren als eine Zusammenschmelzung eines Extremitätenpaares entstanden wären, sondern eher, dass dies nicht der Fall gewesen ist. Vor allem zeigt der Nerv (der Pedipalpnerv), der direkt nach dem zweiten Oesophagealganglion geht, ohne auf dem Wege Nervenäste an die reiche Muskulatur des unteren Antimers abzugeben, der aber dagegen mit aller Sicherheit die Muskeln der "Lippe" (DOHRN) innerviert, und der Umstand, dass die Beugemuskeln des Schnabels einen vom Pedipalpnerven unabhängig verlaufenden Nerven empfangen, dass man nicht annehmen kann, dass das untere Schnabelantimer und diese "Lippe" als Teile einer einzigen einheitlichen Extremität anzusehen sind. Es erübrigt dann, und das ist wohl auch das natürlichste, anzunehmen, dass gerade die "Lippe" der übriggebliebene Basalteil einer zu einem Mundextremitätenpaar gehörenden Extremität ist. Diese Mundextremitäten scheinen indessen bei der ontogenetischen Entwicklung der Pantopoden keine Metamorphose durchzumachen, aber der Schnabel der Pantopoden ist ja schon sehr früh von

so grosser Bedeutung für die Nahrungsaufnahme, dass er, wie zuvor erwähnt, auch in den frühesten Larvenstadien in seiner prinzipiell definitiven Form auftritt. Aller Wahrscheinlichkeit nach rührt dies von einer abgekürzten ontogenetischen Entwicklung des Organs her.

Auf Grund des Vorstehenden halte ich es für unstreitbar 1) dass die unteren Schnabelantimeren eine Differenzierung eines zwischen den Körpersegmenten der Cheliceren und der Palpen befindlichen Körpersegments sind; 2) dass die an der Spitze der unteren Schnabelantimeren befindlichen "Lippen" (DOHRN) die Basalteile des Extremitätenpaares dieses Segments sind und 3) dass dieses Segment von einem besonderen Bauchganglion, dem Ganglion der unteren Schnabelantimeren, das zwischen dem untersten Teil des Schlundringes und der vordersten Partie des unteren Schlundganglions gelegen ist und einen Teil desselben bildet, innerviert wird.

Die Teile, aus denen der vordere Teil des zentralen Nervensystems der Pantopoden bei den mir bekannten Arten besteht, sind also folgende:

I. Das Vorderhirn, das in den frühesten von mir beobachteten Stadien unsegmentiert ist, und bei den bisher untersuchten Pantopoden auch unsegmentiert bleibt. Vom Vorderhirn gehen nur die Sehnerven aus.

II. Das Hinterhirn, das aus drei Teilen, dem Schlundring und 2 cephalisierten Ganglien, besteht.

1. Der *Schlundring*, besteht a) aus Konnektiven zwischen prae- und suboesophagealen Abteilungen des zentralen Nervensystems; b) aus den Kommissuren des Chelicerenganglions; und c) bei einigen Arten bildet dazu das Chelicerenganglion den oberen Teil des Schlundringes. Vom Schlundring gehen die accessorischen Nerven Nr. 5 aus, welche die an der unteren Insertion des Schnabels befindlichen Beugemuskeln innervieren. Die Nerven Nr. 5 treten bei verschiedenen Arten in verschiedener Höhe aus dem Schlundring heraus, aber sie haben gleichwohl ihre Wurzeln im Ganglion der unteren Schnabelantimeren.

2. Das zum *Rostralsegment* gehörende praeoesophageale *Rostralganglion*, welches abgibt: a) den mit paariger Wurzel versehenen Rostralnerven, der die Oberlippe innerviert und mit dem gangliösen Nervenzweig des oberen Schnabelantimers (= des Rostrums) in Verbindung steht; b) die accessorischen Nerven Nr. 3 — bisher nur von einigen Nymphenarten bekannt — die nach Muskeln an der Insertion des oberen Schnabelantimers gehen.

Fraglich ist, ob die vom Gehirn rückwärts nach dem Darm gehenden Nervenfaserbündel ihre Wurzeln im Rostralganglion haben.

3. Das zum *Chelicerensegment* gehörende, mit vermutlich nur suboesophagealen Kommissuren versehene *Chelicerenganglion*, das die Chelicerennerven abgibt. Die Lage des Chelicerenganglions ist insofern wechselnd als das Ganglion scheinbar den vordersten Teil des Hinterhirns bildet oder auf verschiedenen Niveaus der vorderen Teile des Schlundringes gelegen sein kann.

### III. Das "untere Schlundganglion".

1. Das *Ganglion der unteren Schnabelantimeren*, das zum Segment der unteren Antimeren mit den Pedipalpen gehört, und das ich, um eine kürzere Bezeichnung zu erhalten, das *Pedipalpsegment* nenne. Von diesem Ganglion gehen aus: *a)* die Pedipalpnerven, welche die Pedipalpen innervieren und mit den gangliösen Nervenstämmen der unteren Antimeren in Verbindung stehen; *b)* die zuvor erwähnten accessorischen Nerven Nr. 5. Das Ganglion der unteren Schnabelantimeren ist das vorderste Ganglion des unteren Schlundganglions.

---

Bevor ich dazu übergehe die nächstfolgenden Ganglien, die *Pulpen* und die *Eierträgerganglien*, zu besprechen, erübrigt noch die Erörterung einer Frage, die ich im folgenden Kapitel behandle. Erst im folgenden Kapitel gehe ich zum Vergleich zwischen den Nervensystemen der Pantopoden und demjenigen anderer Arthropoden über, einem Vergleich, mit welchem ich dieses Kapitel abgeschlossen haben würde, wenn nicht vorher noch weitere Auseinandersetzungen nötig wären.

---

## ZWEITES KAPITEL.

### Der Schnabel der Pantopoden, die Anzahl der Segmente und Extremitätenpaare. Vergleich des zentralen Nervensystems der Pantopoden mit demjenigen anderer Arthropoden.

Für das Verständnis von dem Bau der Pantopoden und für Homologisierungsversuche zwischen Pantopoden und anderen Arthropoden ist die Aufklärung des Verhältnisses zwischen den larvalen Extremitäten  $p^4$  und  $p^5$  zu Palpen und Eierträgern und in noch höherem Grade die Kenntnis von den Bestandteilen des Schnabels von allergrösster Be-



deutung. Auch sind diese Probleme, speziell diejenigen, welche der Schnabel darbietet, Gegenstand grossen Interesses von Seiten der Pantopodenforscher gewesen. Die Diskussion über die wahre Natur des Schnabels ist lebhaft gewesen, und die Meinungen waren dabei sehr geteilt. In der von DOHRN ausführlich referierten früheren Literatur stehen Ansichten einander gegenüber, die zwischen solchen Extremen wechseln wie, dass der Schnabel als der Kopf der Pantopoden angesehen werden müsse und dass er nur eine persistierende Ausstülpung des Vorderdarmes sei. Bevor ich dazu übergehe meine eigene Auffassung in diesen Fragen klarzulegen, ist es angemessen die diesbezüglichen Auffassungen HOEKs und DOHRNs sowie auch späterer Forscher kurz in Erinnerung zu bringen.

### Historik.

Ebenso wie im vorhergehenden Kapitel beginne ich diese Historik mit HOEK 1881, 1.

Über die morphologische Bedeutung des Schnabels hat dieser Forscher keine entschiedene eigene Meinung ausgesprochen. Ich zitiere das Folgende, weil es seine Gesichtspunkte von demselben ziemlich erschöpfend darlegt. "It is to be considered as an unpaired outgrowth of the region surrounding the mouth, and has nothing to do with a true head, as was supposed by SAVIGNY. Neither is there anatomically or embryologically any real ground for the opinion, suggested by HUXLEY, that the proboscis represents the united chelicerae and pedipalpi like that of *Acarina*."

Dieser Äusserung ist eine Bemerkung hinzugefügt, die u. a. Folgendes enthält: "If anybody should feel inclined to try again to homologue the proboscis with cephalic appendages, he will have to call the dorsal piece the labrum, and the two others the homologues of mandibles. However, in the earliest stages of development I have observed, the proboscis has already the form of a short cylindrical appendage, and I must point out the anatomical fact that the proboscis for the greater part is innervated from the supraoesophageal ganglion."

Zum Schluss heisst es in der Abteilung "Summary of the report": "The cephalic part of the cephalothoracic segment bears anteriorly a proboscis, consisting of three coalesced parts, one prae-oral (labrum?), two post-oral ones (mandibles?)..."

Betreffs der ersten Extremitätenpaare braucht hier nur hervorgehoben zu werden dass HOEK meinte, die Cheliceren müssen den Antennen homolog sein.

DOHRN, 1881, sieht den Schnabel der Pantopoden als ein Organ "sui generis" an, das mit keiner Bildung bei anderen Arthropoden verglichen werden könne. Auf der dritten Seite weist er die Versuche zu-

rück, die gemacht worden sind um den Schnabel durch Zusammenwachsen von Mundextremitäten zu erklären und hebt statt dessen mit Bestimmtheit hervor, dass der Schnabel eine Verlängerung des Rumpfes sei und jeglicher Spur von Extremitäten entbehre. Sogar die Lippen der Mundöffnung sollen nicht als Extremitäten aufzufassen sein. DOHRN scheint diese seine Ansicht hauptsächlich auf Beobachtungen über die Entwicklung zu stützen und sagt S. 72: "In frühen Entwicklungsstadien erkennt man deutlich, dass die ganze Schnabelgerüstbildung, wie das auch nicht anders zu erwarten war, als Einstülpung der Embryonalwand zu Stande kommt, woraus denn an sich schon die Haltlosigkeit der Vermuthung folgt, man habe es bei dem Pantopodenschnabel, ähnlich wie bei manchen andern Arthropoden, mit einer aus verschmolzenen Mundgliedmassen herrührenden Bildung zu thun".

Es ist jedoch einleuchtend, dass DOHRN selbst keineswegs der Meinung war, die Probleme gelöst zu haben, welche der Pantopodenschnabel darbot, und er hat keine Zusammenfassung der diesbezügliche Beobachtungen gemacht. Weiterhin diskutiert er in seiner Monographie, S. 109, diese Frage von neuem und stellt die Hypothese auf, dass der Schnabel aus der Körperwand und aus verlängerten Teilen einer Oberlippe und einer doppelten, respektive bilateralen Unterlippe von derselben Art wie die accessorischen Mundteile der Crustaceen, nicht aber durch eine Zusammenwachsung extremitätenartiger Mundteile gebildet sein sollte.

Dazu veranlasst durch eine abweichende Meinung eines seiner Vorgänger (Professor SEMPER), betont DOHRN, dass die Palpen und die Eierträger zwei selbständige Extremitätenpaare darstellen, die  $p^4$  und  $p^5$  vollständig entsprechen, welch letzteres aus der Innervation und der Lage der Excretionsblase hervorgehen sollte.

HOEK 1881, 2. HOEK stimmt sowohl in bezug auf die Deutung des Schnabels als auch auf die Verhältnisse der umstrittenen vorderen Extremitäten mit DOHRN überein.

SCHIMKEWITSCH 1884 nähert die Pantopoden den Arachnoiden und macht folgenden Vergleich zwischen den Extremitäten der Pantopoden und denjenigen der Arachnoiden.

"...Quant aux Pycnogonides, nous ne pouvons à présent faire à leur égard que des hypothèses plus ou moins probables (DOHRN, A., Fauna und Flora des Golfes von Neapel III. Monographie). BALFOUR admet que la paire de pattes superflue des Pycnogonides, en les comparant aux Araignées est une paire abdominale. D'après mon avis les appendices des Pycnogonides peuvent être comparés à ceux des Arachnides, des Insectes et des Limulus de la manière suivante: La trompe qui résulte de la soudure de trois appendices (HOEK. Arch. Zool. Expér. IX, 1881) est tout à fait comparable aux labres supérieur et inférieur des Araignées. Les mandibules des Pycnogonides, composées de trois articles,

peuvent être considérés comme les homologues des chélicères. Ces derniers appendices chez les Araignées se présentent comme triarticulés à un certain stade, comme j'ai pu l'observer chez l'Agelena. L'innervation des mandibules des Pycnogonides par le ganglion sus-oesophagien peut être regardée comme secondaire, ainsi que cela a lieu chez les Araignées. Quatre paires de pattes doivent être comparées à celles des Araignées; il reste encore les palpes et les pattes ovifères des Pycnogonides, et les premiers sont comparables aux palpes des Araignées. Pour comprendre la signification des pattes ovifères, il faut se rappeler que les maxilles des Araignées présentent des appendices bifurqués pendant leur évolution, comme l'a montré SALENSKY (L'hist. de l'évolution des Araignées, fig. 17, pl. II) et comme je l'ai vu moi-même chez l'Agelène; l'exopodium de cet appendice bifurqué se transforme en palpe, l'endopodium en partie basale des maxilles. Il est possible que cet endopodium se développe chez les Pycnogonides en pattes ovifères articulées, car celles-ci ne sont pas placées sur les parties latérales du corps, comme tous les autres appendices, mais sur la face ventrale (chez les espèces de Colossendeis, les pattes ovifères sont implantées tout près de la naissance des palpes [HOEK]).“ Diese Auffassung von den vorderen Extremitätenpaaren der Pantopoden und der Innervation derselben ist unleugbar recht erstaunlich, da DOHRNS Monographie SCHIMKEWITSCH nicht unbekannt war.

BERTKAU 1884 gibt folgende Erklärung von dem Pantopodenschnabel: “Man braucht sich nur vorzustellen, dass die Unter- und Oberlippe des Spinnenmundes sich noch etwas verlängere, und man hat den Pycnogonidenmund“.

WEISSENBORN 1886. Ebenso wie von BERTKAUS Arbeit habe ich leider auch von dieser nur durch ein kurzes Referat im Zoologischen Jahresbericht Kenntnis erhalten können. Nach dem Referat deutet WEISSENBORN den Schnabel in Übereinstimmung mit HOEK.

ADLERZ 1888. Wie in der Historik des vorhergehenden Kapitels referiert worden ist, hat ADLERZ versucht, den Schnabel als durch eine Verschmelzung einer Oberlippe mit einem ersten, postoralen Paar Körperanhänge gebildet zu deuten. ADLERZ ist jedoch nicht ganz davon überzeugt, dass diese Deutung richtig sei, denn er fügt hinzu, wenn es sich als unrichtig erweisen sollte, dass der Schnabel in vorerwähnter Weise gebildet ist, sei er der Meinung, dass der Schnabel, als eine persistierende Ausstülpung des Darmes anzusehen sei.

ADLERZ erklärt ebenso wie DOHRN, dass die Eierträger ein völlig selbständiges Extremitätenpaar und nicht ein Teil eines solchen seien. Die Palpen und die Eierträger entwickeln sich an Stelle von  $p^4$  und  $p^5$ , nachdem diese ganz oder teilweise reduziert worden seien.

MORGAN 1890. Bei einem Vergleich zwischen Pantopoden und Arachnoiden schreibt MORGAN über den Schnabel: “The large 'upper lip'



of Chelifer suggests an homology with the proboscis of pycnogonids.“ Eine Motivierung hierfür kommt nicht vor.

KORSCHULT und HEIDER 1891. In diesem Lehrbuch werden DOHRNS Ansichten vom Schnabel, als diejenigen, die am plausibelsten sein dürften, referiert. Es liegt kein Grund vor anzunehmen, dass die Eierträger ein den Palpen angehöriges Extremitätenpaar sein sollten, sondern sie müssen als zwei getrennte Paare Extremitäten angesehen werden, da bei den Pantopodenlarven  $p^4$  und  $p^5$  völlig gesondert bestehen.

IHLE 1898. IHLE macht einige Bemerkungen über Schnabel und Extremitäten der Pantopoden, da aber IHLE die Resultate der Arbeiten früherer Forscher nicht völlig gekannt zu haben scheint und sein eigener Aufsatz von Irrtümern wimmelt, halte ich es für überflüssig die in dem Aufsatz zu Tage tretenden Ansichten zu referieren.

MEINERT 1898. MEINERT ist der erste, der nachzuweisen sucht, dass der Bau des Schnabels leicht rein mechanisch zu erklären sei, und um dies zu beleuchten, stellt MEINERT Vergleiche an zwischen dem Schnabel und dem Saugrohr der Tipuliden. MEINERT meint, dass der Schnabel nur ein Auswuchs des Körpers sei, ebenso wie es mit dem Schnabel des Koenenia und der übrigen Arachnoiden der Fall sein sollte, mit welchem der Pantopodenschnabel, nach MEINERT, homolog ist.

MEINERT hält es für eine abgemachte Sache, dass bei allen Pantopoden  $p^4$  und  $p^5$  ganz abgeworfen werden, und dass die Palpen und die Eierträger diesen nicht entsprechen, weil sie nicht an denselben Stellen, wenn auch an demselben Segment wie diese Emhryonalextremitäten herauswachsen. Er legt also den Pantopoden zwei weitere Extremitätenpaare bei als es die meisten Forscher tun.

MEINERT meint ferner, dass die Cheliceren der Pantopoden denjenigen der Arachnoiden entsprechen und dass die Gangbeine der Pantopoden u. a. durch das Vorkommen von Nebenklaue Arachnoidenextremitäten und nicht Crustaceenextremitäten gleichen.

MEISENHEIMER 1902. MEISENHEIMER beschreibt und illustriert die Anlage des Stomodäums und des Schnabels. Ich will hier folgendes zitieren, weil es von der Entwicklung des Schnabels ein klareres Bild gewährt als DOHRNS Beschreibung. MEISENHEIMER schreibt: “Mit dieser Mitteldarmanlage treten nun zur vollen Ausbildung des ganzen Darmtractus noch zwei weitere Anlagen in Verbindung, ein Stomodäum und ein Proctodäum. Das erstere, die Anlage des Vorderdarmes, lernten wir in seinen frühesten Stadien bereits kennen, aus einer schwachen Vertiefung am vorderen Pole ging dieselbe in eine tiefe Einsenkung über, die ein deutliches Lumen aufweist. Während diese unter nicht unbeträchtlicher Verdickung der Wandung tief nach innen und hinten wächst, beginnt sich ihre äussere Mündung von der Dorsalseite über die Vorderseite hinweg auf die Ventralseite zu verschieben, und beginnen sich zugleich die äusseren Ränder der Mündung ringförmig aufzuwulsten und

zum Schnabel vorzuwachsen.“ Ebenso wie DOHRN kann MEISENHEIMER entwicklungsgeschichtlich nichts nachweisen, was darauf deuten könnte, dass der Schnabel durch Verschmelzung einer Oberlippe mit einem post-oralen Extremitätenpaar entstanden sei, sondern eher das Gegenteil, dass dies nicht der Fall sein könne.

LOMAN 1904 sucht den Beweis zu führen, dass die Zusammensetzung des Schnabels aus drei Antimeren nach einfachen, mechanischen Gesetzen erklärt werden könne, die sich auch in gewissermassen ähnlicher Weise bei mehreren anderen Tierformen geltend gemacht haben. LOMAN meint daher, dass DOHRNS Auffassung vom Schnabel als einem Organ „sui generis“ modifiziert werden müsse.

LOMAN 1907 glaubt (mit DOHRN u. a. m. und gegen MEINERT), dass DOHRN in bezug auf das Verhältnis der Palpen und Eierträger zu  $p^4$  und  $p^5$  recht hatte; weil die Nerven nach den neuen Extremitäten (Palpen und Eierträgern) von denselben Ganglien ausgehen, von wo die Nerven nach  $p^4$  und  $p^5$  ausgingen. Die Eierträger wachsen an denselben Stellen heraus, wo die Spuren von  $p^5$  wahrgenommen werden können. LOMAN meint, dass  $p^4$  und  $p^5$  vollständig verschwinden, bevor die Palpen und die Eierträger sich entwickeln.

RICHTERS 1912 beschreibt eine Larvenform, deren Zugehörigkeit fraglich ist. Wahrscheinlich handelt es sich gar nicht um eine Pantopodenlarve, weshalb ich die in der Mitteilung dargelegten Ansichten nicht referiere.

DOGIEL 1913. In bezug auf die Versuche, den Bau und die Entwicklungsgeschichte des Schnabels zu deuten, meint DOGIEL, dass wir seit DOHRNS Zeit nicht einen einzigen Schritt vorwärts gekommen seien, doch betont er die verdienstvolle Art, in der LOMAN die Drei-strahligkeit, des Schnabels als auf einfachen mechanischen Gesetzen beruhend erklärt. DOGIEL verwirft als unrichtig MEINERTS Versuch den Schnabel der Pantopoden und den der geschnäbelten Arachnoiden zu homologisieren.

DOGIEL behauptet ferner, das Problem von dem Verhältnis von Palpen und Eierträgern zu  $p^4$  und  $p^5$  endgültig gelöst zu haben und sagt, dass sie aus diesen hervorgegangen und also mit denselben homolog seien. Dies meint er bei Chaetonymphon spinosum GOODSIR beobachtet zu haben. DOGIEL sagt, allein der Umstand, dass die Palpen und die Eierträger nicht immer an derselben Stelle herauswachsen, wo zuvor die larvalen Extremitäten sassen, berechtige MEINERT nicht anzunehmen, dass sie den larvalen Extremitäten nicht entsprechen.

Auch findet DOGIEL, dass das Nervensystem seine Vermutung stütze: „... Was die andern Nerven anbetrifft, so verdient nur die Beobachtung Interesse, dass trotz der starken Atrophie der  $p^3$ ,<sup>1</sup> der dieser Extremität

<sup>1</sup>  $p^2$  und  $p^3$  (DOGIEL) =  $p^4$  und  $p^5$  (WIRÉN).

entsprechende Nerv, erhalten bleibt. Die Erhaltung dieses Nerven bildet einen indirekten Beweis dafür, dass an Stelle der verschwundenen Extremität die definitiven  $p^3$  des Tieres zur Entwicklung gelangen werden.“

DAIBER 1914 schreibt (LANG, ARN., Handbuch der Morph. etc.), dass der Schnabel eine Abgliederung des vordersten Rumpfssegmentes sei.

### Zusammenfassung der Historik.

Der Bau und die Entstehung des Pantopodenschnabels bildet ein noch ungelöstes Rätsel, obwohl die embryologischen Untersuchungen erkennen lassen, dass nichts darauf hindeutet, dass die unteren Antimeren des Schnabels durch Verschmelzung eines Extremitätenpaares gebildet seien.

Es ist erwiesen, dass die Palpen und die Eierträger zwei selbständige Extremitätenpaare sind, und die Eierträger sind demnach nicht als Äste der Palpen aufzufassen.

Die meisten Verfasser vertreten die Meinung, dass die Palpen und die Eierträger den  $p^4$  und  $p^5$  der Larven entsprechen sollen, und DOGIEL meint bewiesen zu haben, dass dies tatsächlich der Fall sei. DOGIELS Beweisführung bedarf indessen meines Erachtens einer Bestätigung, weshalb ich weiter unten in diesem Kapitel auf die Frage nach diesen Extremitätenpaaren zurückkomme.

In der Historik habe ich die Auffassungen der einzelnen Verfasser von der Körpersegmentanzahl der Pantopoden nicht besonders hervorgehoben, weil ich der Meinung war, es sei besser nur eine kurze Zusammenfassung dieser Ansichten zu bringen.

Die Segmentanzahl ist durchweg nach der Anzahl entwickelter Extremitätenpaare beurteilt worden und die Angaben über die Anzahl der Segmente variieren mit den verschiedenen Ansichten von der Anzahl Extremitätenpaare. Die Unklarheit in bezug auf die vorderen zusammengeschmolzenen Körpersegmente ist indessen sehr gross, besonders wenn es sich darum handelt, zu entscheiden, was zu dem vordersten derselben gehört. In der jüngsten Auflage von LANGS Handbuch z. B. wird angenommen, dass der ganze Schnabel dem ersten Körpersegment angehöre und einen abgegliederten Teil desselben bilde.

Trotz aller Wechselung der Meinungen gibt es doch betreffs der Segmentanzahl der Pantopoden eine Anschauung, die für sämtliche späteren Forscher (d. h. von HOEK 1881 an), die sich mit der Ontogenese der Pantopoden beschäftigt haben, durchgängig gewesen ist, nämlich die, dass Protonymphon und Nauplius genau dieselbe Anzahl Körpersegmente haben.



### Der Pantopodenschnabel.

Im vorhergehenden Kapitel berichtete ich über die Innervation des Schnabels und über die Tatsachen im Bau des Nervensystems, die darauf hindeuten, dass das obere Schnabelantimer paarig angelegt war und einem besonderen praecheliceralen Körpersegment angehörte, wie auch über die Ursachen warum ich der Meinung war, dass die ontogenetische Entwicklung des Schnabels als eine abgekürzte aufzufassen sei. Sind demnach gewisse Stadien in der Schnabelentwicklung vermutlich übersprungen oder undeutlich geworden, so besagt ja dies, dass die Aussicht durch embryologische Untersuchungen über die Bildung des Pantopodenschnabels Klarheit gewinnen zu können, sehr klein oder gar nicht vorhanden ist. Es muss ein anderer Weg gesucht werden, und ein solcher stünde ja offen, wenn es gelänge den Pantopodenschnabel mit einem anderen Arthropodenschnabel, dessen Entwicklung bekannt wäre, zu homologisieren. Alle diesbezüglichen Versuche sind indessen resultatlos geblieben, und der Pantopodenschnabel bildet noch wie vorher ein Organ "sui generis", wie DOHRN ihn bezeichnete. Es erübrigte also nur, zu versuchen eine Homologie zwischen den einzelnen Antimeren des Pantopodenschnabels und Körperteilen anderer Arthropoden zu finden. Und als ich einigen Einblick in den Bau des Nervensystems des Schnabels gewonnen hatte, gelangte ich zu der Überzeugung, dass das obere Schnabelantimer der Pantopoden mit dem bei einigen Arachnoiden oder Arachnoidenlarven unter der Bezeichnung "rostrum" auftretenden Organ homolog sei.

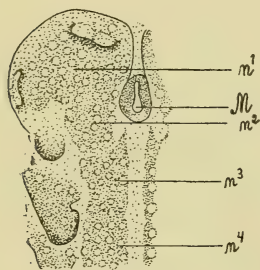
Das Rostrum der Arachnoiden ist nach seiner Anlage paarig [nach MC CLENDON (1904) u. a. m.], und die Anlagen der beiden Seiten werden durch die embryonale Mundeinbuchtung von einander getrennt (Textfig. 20). Das Rostrum wird dadurch unpaarig, dass die ursprünglich seitlich gestellten Teile dorsal von der Mundöffnung zusammenschmelzen, wenn diese während der Embryonalentwicklung eine immer ventralere Lage einnimmt (Textfig. 21). Das Rostrum wird von einem paarigen Zentrum im Gehirn innerviert. Dieses Zentrum, = dem von SAINT REMY so genannten Rostralganglion, liegt zwischen dem Chelicerganglion und dem Gehirnabschnitt, dem Vorderhirn, das die Augen innerviert. Bei Embryonen z. B. von Skorpionen ist das Rostralganglion verhältnismässig selbständig (Textfig. 22), aber bei Imagines der meisten Arachnoiden ist es mehr oder weniger zwischen benachbarten Nervenzentren eingekleilt und sogar teilweise mit diesen verschmolzen. Nach POLICE'S Skorpionuntersuchungen 1905 ist doch, auch bei Imagines, für das Rostrum ein inneres und für die Cheliceren ein besonderes, und zwar äusseres Paar nervöser Zentren im Gehirn vorhanden.

Das Rostrum wird vom Rostralganglion innerviert, jedenfalls scheint

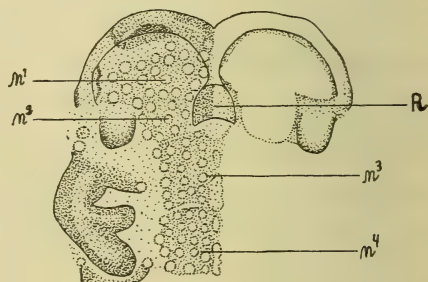
der Rostralnerv von diesem auszugehen und der Rostralnerv, der in seinem distalen Teil unpaarig ist, hat paarige Wurzeln.

Bei der Erörterung der Muskeln der Pantopoden beschreibt und illustriert DOHRN ein paariges Muskelbündel, das von der Basis des oberen Schnabelantimers den Schlundring durchdringt und dorsal an der Körperwand dicht hinter dem Augenhügel inseriert. Interessant ist nun folgender Auszug aus GAUBERTS (1892) Schilderung der Muskulatur im Rostrum der Araneiden: "Le rostre est soumis à l'influence d'un muscle s'insérant d'une part à sa base et d'autre part à la partie dorsale médiane du céphalothorax, derrière les yeux. L'insertion des fibres musculaires se fait directement sur le squelette sans l'intermédiaire de tendons. Ce muscle est élévateur."

Das Rostrum der Arachnoiden ist hauptsächlich in dorsoventraler Richtung beweglich.



Textfig. 20.



Textfig. 21.

Diese Textfiguren zeigen zwei Stadien in der Embryonalentwicklung von *Centruroides vittatus* SAY.; nach MC CLENDON'S Untersuchungen. Fig. 20 — Stadium 2; Fig. 21 — Stadium 3;  $n^1$ – $n^4$  — erstes bis incl. viertes Neuromer; M — Mund; R — Rostrum.

(Figuren nach MC CLENDON).

Wenigstens bei den Pseudoscorpionidenlarven hat das Rostrum eine mit besonderen Chitinbildungen versehene Rinne an der Unterseite.

Aber was ist denn das Rostrum der Arachnoiden und wie verhält es sich mit den Zentren des Rostralnerven im zentralen Nervensystem?

Darüber sind die Meinungen besonders geteilt. Ich werde hier einige Referate und Zitate wiedergeben um dies zu beleuchten, und ausserdem eine vergleichende Untersuchung des sog. Rostrocheliceralganglions der Skorpione mitteilen und kurz die Resultate darlegen, zu welchen diese Untersuchung geführt hat.

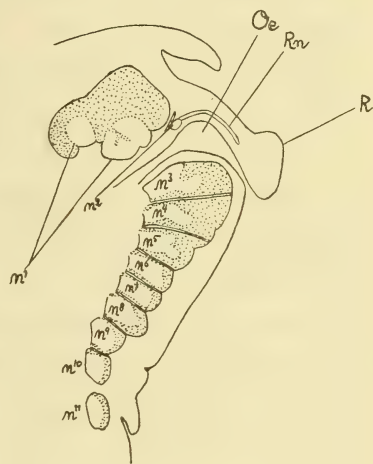
In der neuesten Auflage von LANGS Handbuch 1913–14 findet sich folgender Vergleich des Gehirns der Arachnoiden mit demjenigen anderer Arthropoden: "Als Resultat der morphologischen Untersuchung der

einzelnen Gehirnabschnitte bei den verschiedenen Abteilungen der Arthropoden wurden folgende Verhältnisse festgestellt.

Der über dem Schlund gelegene Teil des Nervensystems, das Oberschlundganglion oder Gehirn, lässt bei Myriapoden und Insekten — wie auch bei den Crustaceen — 3 Abschnitte unterscheiden, die ebensovielen ursprünglichen Ganglienpaaren entsprechen und in der Reihenfolge von vorn nach hinten als Proto-, Deutero- und Tritocerebrum bezeichnet werden. Vom Protocerebrum gehen die Augennerven ab. Im Deutocerebrum entspringen die Nerven der Antennen bei Myriapoden und Insekten, diejenigen der Antennulae (vordere Antennen) bei Crustaceen. Das Tritocerebrum gibt dem Oberlippennerv und den Visceralnerven den Ursprung (bei den Crustaceen ausserdem in seinem vorderen Abschnitt den Nerven der hinteren Antennen). Die beiden Hälften des Tritocerebrum sind durch eine unter dem Schlund verlaufende (postoesophageale) Schlundkommissur verbunden. Bei gewissen Myriapoden jedoch (Chilopoda, exklusive Scutigera) nimmt diese Tritocerebralkommissur eine prae-orale Lage ein und schliesst sich dem Gehirn an.

Am Gehirn der Arachnoidea sind nur 2 Abschnitte zu unterscheiden, von welchen der erste die Augennerven abgibt und dem Protocerebrum der übrigen Arthropoden entspricht. Aus dem 2. auch als Rostromandibularganglion bezeichneten Gehirnabschnitt entspringen ausser einem Paar Visceralnerven diejenigen des Rostrum und der Cheliceren. Wahrscheinlich besteht dieses Rostromandibularganglion aus ursprünglich 2 Ganglienpaaren.

Embryologische Untersuchungen haben gezeigt, dass die Cheliceren und deren Ganglien ursprünglich dem 1. postoralen Segmente angehören und erst sekundär während des Verlaufes der Entwicklung nach vorn verlagert werden und dem Gehirn sich anschliessen. Auch finden sich auf gewissen Entwicklungsstadien zwischen den optischen Ganglien und denjenigen der Cheliceren ein Paar kleiner Anschwellungen, die den Rostralganglien entsprechen. Das vordere dieser zwei das Rostromandibularganglion der Arachnoidea zusammensetzenden Ganglienpaare entspricht wahrscheinlich dem Tritocerebrum der Insekten, Myriapoden und Crustaceen. (Von demselben gehen hier wie dort die Visceralnerven und der Rostralnerv ab.) Das hintere Ganglienpaar jedoch, dem die



Textfig. 22.

*Centruroides vittatus* SAY. Medianschnitt durch ein Embryo in Entwicklungsstadium Nr. 7, nach MC CLENDON. „1–11 — »cross commissures« des ersten bis incl. elften Neuromers; R — Rostrum; Rn — Rostralnerv; Oe — Oesophagus.



Chelicerennerven entspringen, hat im 'Gehirn' der Insekten, Crustaceen und Myriapoden kein Homologon, sondern entspricht vielmehr dem die Mandibeln innervierenden ersten Ganglienpaar des Bauchmarks dieser Arthropoden. Nach dieser, auf die ausgedehnten Untersuchungen von SAINT-REMY (1887) sich stützenden Auffassung würden also die Cheliceren der Arachnoiden den Mandibeln der Crustaceen, Myriapoden und Insekten entsprechen . . .“

Gerade über das sogenannte Mandibularganglion des Arachnoidengehirns [= Rostro-Chelicerenganglion = (Rostro-) Cheliceralganglion] sind die Meinungen sehr geteilt und den noch unbewiesenen Theorien SAINT-REMYs hat es an Gegnern nicht gefehlt.

MC CLENDON 1904 beschreibt ausführlich und sorgfältig die Entwicklung des Nervensystems und der Extremitäten bei Skorpionen. Beim Embryo besteht die Anlage des Rostralganglions nach MC CLENDON aus einem besonderen, praeoesophagealen Neuromer (Textfig. 22), während die Anlage des Chelicerenganglions deutlich getrennt und suboesophageal ist.

Nach POLICE 1905, der ein Rostralganglion und ein Chelicerenganglion unterscheidet, sind die beiden Hälften des Rostralganglions durch eine praeoesophageale Kommissur vereinigt, während die Ganglienhälften der Cheliceren durch eine suboesophageale Kommissur unter einander vereinigt sind.

Aber nach der letzten Untersuchung, HOLMGREN 1916, sollten das Rostralganglion und das Chelicerenganglion zusammen ein einziges Ganglion bilden, das zwei suboesophageale Kommissuren hat und sich also in der Beziehung wie eines der folgenden postoesophagealen Ganglien verhält. Nach HOLMGREN sollten die Zentren des Rostralnerven im Chelicerenganglion sein, und es sollten keine besondere Neuropilemkerne für den Rostralnerven median vor dem Chelicerenganglion existieren. Das Rostralganglion soll nach HOLMGREN nur die praeoesophageale Kommissur des Hinterhirns, die sogenannte "Stomodealbrücke", bilden und seine Wurzel im Chelicerenganglion haben.

HOLMGREN schreibt u. a. folgendes über das (Rostro-) Chelicerenganglion bei den Gonyleptidae: "Der oberste Teil der breiten Schlundkommissuren wird von dem Rostro-Chelicerenganglion gebildet. Von der Seite gesehen (Textfig. 12) bildet die Filarmasse von diesem Ganglion gleichsam eine innere verdickte Partie des Chelicerennerven. Von oben gesehen ist sie breit und flach und schickt an ihrem Vorderrand den anfangs kegelförmigen, dann gleichschmalen Rostralnerven aus. Dorsal und vorn ist die Masse von dem dorsalen Gehirnteil recht wohl getrennt, hinten aber geht die Filarmasse der beiden Gehirnteile direkt, ohne deutliche Grenze in einander über. Ähnlich verhält es sich mit der Abgrenzung des Rostro-Chelicerenganglions gegen das Brustganglion: vorne deutlich, hinten undeutlich. Das in Frage stehende Ganglion besitzt zwei Kommissuren, eine vordere schwache und eine hintere kräftige

(morphologisch eine ventrale, resp. eine dorsale). Beide diese Kommissuren verlaufen unterhalb des Schlundes (Textfig. 12 Com.), eine für die Segmentierungsfrage äusserst bedeutungsvolle Tatsache.

Während der Chelicerennerv fast gerade nach vorn zieht, nimmt der Rostralnerv einen eigenartigen Verlauf, indem er sofort nach oben an den Seiten des Schlundes zieht, um dann ziemlich hoch am Gehirn nach vorn umzubiegen und das Gehirn vorn nahe an der Mediallinie zu verlassen. Die Wurzel dieses Nerven ist somit paarig. Indem aber die Wurzelstücke sich so bald vereinen, wird der Nerv distal unpaar.

Ganz ähnlich wie das Rostro-Chelicerenganglion verhalten sich die Ganglien der Brustganglienmasse. Sie besitzen alle eine vordere, resp. untere und eine hintere, resp. obere Kommissur, von denen die hintere (obere) die kräftigere ist. Da der Bau des Brustganglions nicht im Rahmen meiner Untersuchung liegt, gehe ich hier nicht näher darauf ein. Ich konstatiere nur noch einmal, dass das Rostro-Chelicerenganglion mit den Ganglien der Brustganglienmasse prinzipiell vollständig übereinstimmt.“

Und über das “(Rostro-) Cheliceralganglionpilem und die Stomodealbrücke“ der Skorpione schreibt HOLMGREN u. a. folgendes: “Die Rostralloben gehören freilich dem Cheliceralganglion an und bildet die s. g. Stomodealbrücke. Der basal paarige Rostralnerv durchbohrt auf seinem Weg vom Cheliceraleil des fraglichen Neuropilems diesen Teil und bei oberflächlicher Beobachtung sieht es so aus, als käme der Nervus rostralis vom supraoesophagealen Zentrum. Dem (Rostro-) Cheliceralganglion gehören zwei Kommissuren, eine vordere und eine hintere, an. Beide sind sie suboesophageal.“

Sehr schwer zu verstehen scheint mir HOLMGRENS Beschreibung vom “(Rostro-) Cheliceralganglion“. Dieses Ganglion wird von HOLMGREN einem der folgenden, postoesophagealen Ganglien gleichgestellt, weil es, ebenso wie diese, zwei Kommissuren, beide suboesophageal, hat.

HOLMGREN schreibt aber (S. 95) von der “Stomodealbrücke“, die nach HOLMGREN eine praeoesophageale Kommissur ist: “Die Wurzeln derselben liegen im Chelicerenganglion“. Sofern ich HOLMGRENS Ausdruck richtig verstehe, muss ich annehmen, dass HOLMGREN sich damit selbst widerspricht, wenn er hervorhebt, dass das “(Rostro-) Cheliceralganglion“ nur zwei Kommissuren habe, welche beide suboesophageal seien. Wie steht es dann mit der Ebenbürtigkeit dieses Ganglions mit einem der postoesophagealen Ganglien, wenn man auf diese Weise annehmen müsste, dass das “(Rostro-) Cheliceralganglion“ eine praeoesophageale und zwei suboesophageale Kommissuren habe, was unleugbar recht eigentümlich wäre?

Um mir eine auf eigene Untersuchungen gestützte Auffassung betreffs des vorstehend erörterten Problems bilden zu können, beschloss ich einige Schnittserien durch die Gehirne von einige grossen Arachnoiden

mit einem gut entwickelten Rostrum anzufertigen. Besonders geeignete Formen fand ich unter den Sammlungen des hiesigen Museums in *Heterometrus cyaneus* C. L. KOCH und *Centrurus margaritatus* GERV., welche recht kleine Cheliceren und ein relativ sehr grosses Rostrum haben. Die Gehirne wurden teils an einigen ausgewachsenen, teils an einigen halberwachsenen Individuen herausseziert, welche recht lange in Spiritus gelegen hatten, so dass die Ganglienzellen freilich defekt, aber doch deutlich, und die Nervenfasernzüge sehr deutlich zu sehen waren. Ich machte Horizontal- und Querschnittserien mit einer Schnittdicke teils von 5  $\mu$ , teils von 7,5  $\mu$ .

Dass ich als Material für diese Untersuchung Skorpione wählen konnte, die ein gut entwickeltes Rostrum haben, ist von grosser Wichtigkeit, denn es verhält sich ja so, dass die Nerven eines Organs verhältnismässig grosse Zentren im zentralen Nervensystem haben, wenn das betreffende Organ gut entwickelt und gross ist; ist andererseits das Organ reduziert, so werden auch seine Nervenzentren in einer gewissen Proportion reduziert.

Sollte es nun zutreffen, dass der Rostralnerv, wie HOLMGREN meint, seine Zentren im Chelicerenganglion hat, so würde natürlich das von HOLMGREN in Frage gestellte Rostralganglionneuropilem zwischen den beiden Neuropilemkernen des Chelicerenganglions keinen Einfluss dadurch erleiden, dass das Rostrum bei diesen Skorpionen stark entwickelt ist. Man hätte dann statt dessen zu erwarten, dass das bewusste Neuropilem nach wie vor so wenig entwickelt wäre, dass das Vorhandensein eines besonderen, medianen Rostralneuropilems tatsächlich in Frage gestellt werden könnte.

Sollte aber dagegen eine gut entwickelte, paarige Neuropilemmassee zwischen den Zentren der Chelicerennerven vorhanden sein, so müsste man vermuten, dass der Rostralnerv auch von besonderen Rostralnervenzentren Nervenfasern erhielte.

Da die beiden von mir untersuchten Skorpionarten sich in bezug auf den Bau des Nervensystems völlig übereinstimmend erwiesen, halte ich mich bei der Beschreibung der Einfachheit halber nur an die eine derselben, nämlich *Heterometrus cyaneus*.

An den Schnittserien konnte die Frage nach diesem umstrittenen "Rostrocheliceralganglion" sogleich gelöst werden. Das "Rostrocheliceralganglion" besteht nämlich aus zwei Ganglien, einem Rostralganglion und einem Chelicerenganglion.

Das Rostralganglion liegt wie eine Brücke über dem Oesophagus mit seiner dorsalen Partie, von welcher der Rostralnerv ausgeht, ziemlich weit vorspringend, aber mit den grössten Neuropilemassen etwas an den Seiten des Oesophagus. Die Brückenform ist aus Fig. 25, Taf. XIII ersichtlich und die Lage der bei diesem Skorpion beträchtlichen Neuropilemassen des Ganglions in Fig. 27–29, Taf. XIII.



In Fig. 26–29, Taf. XIII geht ja aus dem Aussehen der Neuropilemkerne unmittelbar hervor, dass es sich nicht lediglich um eine praeoesophageale Kommissur handelt. In Fig. 26, Taf. XIII sieht man die Ausdehnung bis gegen die Mitte der Loben des Chelicerenganglions und zwischen diesen auch ein paar Ganglienzellenhaufen, welche den oberen Teil der beiden Loben des Rostralganglions bilden. Es sind also, zwischen den beiden Nervenzentren der Cheliceren gelegen, zwei in ihren distalen und dorsalen Teilen von einer zweilobierten Ganglienzellenpartie umgebene Neuropilemkerne — die Neuropilemkerne und Ganglienzellenloben des Rostralganglions — vorhanden.

Diese beiden Neuropilemkerne des Rostralganglions sind durch zwei brückenförmige, praeoesophageale Kommissuren, eine vordere etwas schwächere und eine hintere etwas stärkere, mit einander verbunden; eine Kommissurenanordnung, die also mit derjenigen der postoesophagealen Ganglien übereinstimmt. Der dorsale Teil der beiden Kommissuren des Rostralganglions ist in Fig. 28, Taf. XIII zu sehen.

Der dem Rostrum zunächstliegende Teil des Rostralganglions, und zum Teil auch der dorsale Teil desselben, ist verhältnismässig frei, aber nach hinten steht das Rostralganglion [bei Imagines, um die es sich hier handelt] ohne markierte Grenze durch Konnektive mit dem Vorderhirn in Verbindung.

Nach aussen und unten steht das Rostralganglion durch Konnektive in Verbindung mit dem Chelicerenganglion. Der Rostralnerv hat seine Zentren in den etwas seitlich gestellten Neuropilemassen des Rostralganglions, und die Wurzeln des Rostralnerven gehen von da nach dem dorsalen Mittelteil des Ganglions hinauf, von wo der Rostralnerv als ein beim Austritt aus dem Gehirn unpaariger Nerv ausgeht.

Ob der Rostralnerv auch direkt Nervenfasern vom Chelicerenganglion empfängt oder nicht, habe ich nicht mit Bestimmtheit entscheiden können. Sollte es aber tatsächlich der Fall sein, so ändert es gleichwohl im Prinzip nichts an dem oben Gesagten. Denn, denken wir z. B. an die Ganglien, welche das zweite, dritte und vierte Gangbeinpaar der Pantopoden innervieren, so gibt ein jedes dieser Ganglien an die respektive Extremität ein Nervenpaar ab. Jeder dieser Nerven gibt gleich nach dem Austritt aus dem Ganglion einen kleinen Ast an das davorliegende Segment ab. Ich habe freilich kein ähnliches Verhältnis betreffs der vorderen Ganglien konstatiert, aber es wäre ja denkbar, dass es gleichwohl vorkommt. Sollte dies nun beim Chelicerenganglion der Fall sein, so lässt sich ja sehr wohl denken, dass dieses an das Rostralsegment ein paar feine Nervenfaserbündel abgibt, ohne dass diese eben als ein paar gesonderte, freie Nervenäste hervortreten, vielmehr werden sie, dank der Lage der Ganglien, sekundär dem Rostralnerven folgen.

Ich kann, wie gesagt, hierüber nichts bestimmtes aussagen, da ich nicht habe entscheiden können, wie es sich tatsächlich damit verhalte,

aber HOLMGRENS Behauptung, dass der Rostralnerv seine Wurzeln in den Zentren der Chelicerennerven habe, könnte auf das Vorhandensein von ein paar solcher Nervenfaserbündel vom Chelicerenganglion nach dem Rostralsegment deuten.

Über die embryologischen Skorpionuntersuchungen MC CLENDONS schreibt HOLMGREN unter anderem: "Die embryologischen Untersuchungen von MC CLENDON scheinen so genau ausgeführt zu sein, dass wir kaum an der Richtigkeit der Resultate zweifeln können. Wir können, glaube ich, uns sofort mit seiner Auffassung einverstanden erklären." Nun gut, nach diesen genauen Untersuchungen MC CLENDONS wird das Rostralganglion als ein besonderes Neuromer angelegt, was auch mit dem Chelicerenganglion und den folgenden, postoesophagealen Ganglien der Fall ist. Der Unterschied ist nur der, dass das Rostralneuromer praeoesophageal und die folgenden Neuromeren postoesophageal sind (Textfig. 22). Das Rostralganglion zeigt noch bei den Imagines gewisser Skorpione, wenigstens bei den von mir untersuchten, deutlich seinen Charakter eines gesonderten Ganglions, und besitzt ebenso wie die Brustganglien zwei Kommissuren, von welchen die vorderste etwas schwächer ist, als die hintere. Diese drei Tatsachen beweisen, dass das Rostralganglion ein den nachfolgenden Ganglien homonomes Gebilde ist.

Das Chelicerenganglion ist, wie das Rostralganglion, in seinem distalen Teil verhältnismässig frei, steht aber durch starke Konnektive und ohne markierte Grenze mit dem Vorderhirn in Verbindung. Schräg nach innen und oben steht das Chelicerenganglion durch Konnektive mit dem Rostralganglion in Verbindung und nach hinten in Konnektivverbindung mit den Brustganglien. Die beiden Kommissuren des Chelicerenganglions sind (nach HOLMGREN) suboesophageal, und eine praeoesophageale Kommissur hat nicht festgestellt werden können.

Mit dieser an *Heterometrus cyaneus* und *Centrurus margaritatus* ausgeführten Untersuchung hat meines Erachtens die "Stomodealbrücke" eine sehr einfache und natürliche Erklärung erhalten, wie auch im übrigen in grossen Zügen die Zusammensetzung des ganzen Arachnoidengehirns, welche, wie aus dem vorhergehenden Kapitel ersichtlich ist, prinzipiell mit der des Pantopodengehirns vollständig übereinstimmt.

Das bedeutungsvollste und vorzüglich schöne Resultat in der grossen Arthropodenarbeit HOLMGRENS ist, dass HOLMGREN eine lange Kette von Gehirnhomologien hat nachweisen können, welche beweisen, dass das Proto- + Deutocerebrum der Arthropoden von Ganglien im Prostomium der Anneliden abgeleitet werden kann. HOLMGREN hat also nachgewiesen, dass das Proto- + Deutocerebrum = Vorderhirn — der Arthropoden eine Differenzierung des praeoralen Nervensystems der Anneliden und die einzige ursprünglich praeoesophageale Partie des zentralen Nervensystems der sämtlichen Arthropoden ist. Die darauf folgende Abteilung im zentralen Nervensystem, das Tritocerebrum, ist ursprünglich

postoesophageal und hat auch, nach HOLMGREN, bei den Arthropoden im allgemeinen seine Kommissuren postoesophageal erhalten, selbst wenn die eigentlichen Ganglienloben mehr oder weniger cephalisiert sind. Nach HOLMGREN hat das Tritocerebrum nur bei den Chilopoden praeoesophageale Kommissuren. Die Arachnoiden haben ein unsegmentiertes Vorderhirn, das, wie HOLMGREN nachgewiesen hat, dem Proto- + Deutocerebrum der Crustaceen, der Myriapoden und der Hexapoden entspricht.

Das Vorderhirn der Pantopoden ist auch, ebenso wie das der Arachnoiden, seinem Aussern nach unsegmentiert, obgleich in frühen Entwicklungsstadien (Textfig. 9) [auch dies in Übereinstimmung mit den Arachnoiden (den Skorpionen)] zwei Neuropilemassen unterschieden werden, von welchen die vordere die Augennerven abgibt.

Ich habe nicht versucht die einzelnen Teile des Vorderhirns der Pantopoden mit besonderen Teilen im Vorderhirn der Arachnoiden zu homologisieren, aber aus der vollständigen Übereinstimmung zwischen dem Hinterhirn der Pantopoden und der Arachnoiden geht hervor, dass auch das Vorderhirn der Pantopoden demjenigen der Arachnoiden entsprechen muss, wenigstens insofern, als auch das Pantopodenvorderhirn ein Proto-Deutocerebrum ist.

Wie das Gehirn der Pantopoden besteht das Arachnoidengehirn aus einem unsegmentierten Vorderhirn und dem Hinterhirn. Das Hinterhirn der Arachnoiden besteht ebenso wie das der Pantopoden aus dem Schlundring + zwei cephalisierten Bauchganglien. Von diesen zwei cephalisierten Ganglien, dem Rostralganglion und dem Chelicerenganglion, bildet das Rostralganglion den vordersten, medianen Teil des Hinterhirns und das Chelicerenganglion + Schlundring den äusseren und den hinteren Teil desselben.

Das Rostralganglion der Skorpione ist meines Erachtens als ein während der phylogenetischen Entwicklung derselben so frühzeitig cephalisiertes vorderstes Bauchganglion anzusehen, dass es nunmehr schon bei den Skorpionlarven praeoesophageal ist.

---

Dass das Rostralganglion ein mit einem Brustganglion homonomes, praeoesophageales Ganglion ist — woraus hervorgeht, dass, zwischen den vom Vorderhirn innervierten Körpersegmenten und dem Chelicerensegment noch ein weiteres Körpersegment, das Rostralsegment, existiert — bringt ja Klarheit in einige von den alten Problemen der Arthropodenforschung.

Da es in diesem Zusammenhang für den Zweck meiner Abhandlung zu weit führen würde, die ganze diesbezügliche Literatur über die Arachnoiden durchzugehen, werde ich es dabei bewenden lassen folgendes



Zitat aus LANGS Handbuch (1913—1914) wiederzugeben, um damit diese Probleme darzulegen.

“Die Tatsache, dass die Chelicerenganglien der Arachnoiden ursprünglich postoral gelegen sind und erst sekundär in der Ontogenese mit dem Gehirn verschmelzen, erinnert an Vorgänge, wie sie ganz ähnlich bei der Entwicklung der hinteren Antennen der Krebse zu beobachten sind. Von manchen Forschern sind daher die Cheliceren der Arachnoiden mit den hinteren Antennen der Crustaceen verglichen worden. Doch ist unterdessen auch für die den Antennulae (vordere Antennen) der Krebse entsprechenden Antennen der Myriapoden und Insekten eine ursprünglich postorale Lage nachgewiesen worden (wahrscheinlich gilt dasselbe auch für die Antennulae), so dass diesem Umstand wohl keine ausschlaggebende Bedeutung beigemessen werden kann. Es scheint vielmehr, dass ganz allgemein bei den Arthropoden sämtliche Ganglien der Kopfgliedmassen den Ganglien des Bauchmarkes homonom sind und Homologa von Bauchmarksganglien der Anneliden darstellen.

Ob den Antennen entsprechende Gliedmassen den Arachnoiden völlig fehlen, ist nicht sicher festgestellt. Ein während der Embryonalentwicklung vorübergehend auftretendes, vor den Cheliceren gelegenes, rudimentäres Extremitätenpaar soll bei verschiedenen Formen vorkommen. Mit Sicherheit nachgewiesen ist jedoch das Auftreten eines selbstständigen praecheliceren Cölomabschnittes. Diese Gliederung des Mesoderms kann als ein Hinweis gelten auf ein den Vorfahren zukommendes, vor den Cheliceren gelegenes, weiteres Kopfsegment.“

Ein Vergleich des Hinterhirns der Pantopoden mit dem der Arachnoiden zeigt ja, dass sie im Prinzip und auch zum Teil in Einzelheiten vollständig mit einander übereinstimmen und als völlig homolog angesehen werden müssen. Daraus folgt auch, dass man das Rostralsegment der Pantopoden mit demjenigen der Arachnoiden homologisieren muss, und ich habe zuvor die Gründe dargelegt, die dafür sprechen, dass das obere Schnabelantimer der Pantopoden und das Rostrum der Arachnoiden homologe Bildungen sind.

Das Rostralsegment der Pantopoden entbehrt völlig Extremitäten aber in der Literatur über die Arachnoiden finden wir ja Angaben über ein in embryonalen Stadien bei gewissen Arachnoiden vorkommendes praechelicerales Extremitätenpaar.

Sieht man das Schema “Bekannte und aus der Untersuchung hervorgegangene Gehirnhomologien oder Andeutungen zu Homologien“ S. 270—271, und das Schema auf den beiden folgenden Seiten in HOLMGRENS Arbeit (1916) an, so wird man finden, dass HOLMGREN das Cheliceralganglion des *Limulus* und der Arachnoiden mit dem Ganglion des “2. Antennal- und Oberlippensegments“ der Crustaceen und mit dem Ganglion des Oberlippensegments (= Tritocerebrum) von Myriapoden und Insekten homologisiert. Wäre eine solche Homologie mit dem wirklichen Sach-

verhält übereinstimmend gewesen, so wäre, wie mir scheint, eine grosse Kluft zwischen *Limulus* + Arachnoiden auf der einen Seite und Crustaceen + Myriapoden + Insekten auf der anderen vorhanden gewesen. Diese Kluft ist sehr erheblich verringert durch die Feststellung, dass das Rostralganglion mit dem Tritocerebrum der Crustaceen, der Myriapoden und der Hexapoden homolog sein muss. Denn das Rostralganglion ist, ebenso wie das Tritocerebrum, das vorderste ursprünglich postorale Ganglion und gibt, auch in Übereinstimmung mit dem Tritocerebrum, die stomatogastrischen Nerven und den Nerv nach der Oberlippe ab (wo eine solche entwickelt ist, wie es ja bei den Pantopoden der Fall ist).

Ich habe keine Gelegenheit gehabt, das Gehirn des *Limulus* zu untersuchen, aber nach HOLMGREN soll dasselbe mit demjenigen der Arachnoiden nahe übereinstimmen und auch seinerseits eine "Stomodealbrücke" haben, von welcher HOLMGREN schreibt: "Pons stomodei (Textfig. 8, 9 *Sf. Br.*) liegt auf der Ventralseite des Gehirns als eine freie hintere vor dem Oesophagus gelegene Kommissur. Die Wurzeln der Stomodealbrücke liegen im vordersten dorsomedialen Teil der Schlundkommissur im Gebiet der Stomodealnerven. Von der Brücke gehen die beiden (oder 3?) Rostralnerven heraus." Es scheint mir nicht zu kühn, daraus den Schluss zu ziehen, dass auch *Limulus* ein besonderes Rostralsegment und im zentralen Nervensystem ein Homologon zum Rostralganglion hat. Rechnen wir die Trilobiten, deren Gehirn natürlich unbekannt ist, und die schwerer vergleichbaren Onychophora (und Tardigrada?) nicht mit, so erhalten wir also eine in grossen Zügen vollständige Homologie zwischen dem Proto-Deuto-Trito-Cerebrum der sämtlichen übrigen Arthropoden.

Im Anschluss an vorstehende Erörterungen, und an die zuvor mit voller Sicherheit konstatierten Segmentierungsverhältnisse sind meines Erachtens auch die Fragen nach der Homologie zwischen den vordersten Körpersegmenten bei verschiedenen Arthropodengruppen hiermit entschieden, was die in dem diesem Kapitel beiliegenden Schema aufgenommenen Arthropoden anbelangt.

Das Vorderhirn ist, nach HOLMGREN, auf ein unsegmentiertes Nervensystem im Prostomium der Annelidtrochophora zurückzuführen, bleibt aber (ebenfalls nach HOLMGREN) bei den ursprünglicheren Arthropoden unsegmentiert, während das Vorderhirn bei den phylogenetisch jüngeren Arthropodengruppen freilich auch unsegmentiert angelegt wird, dann aber eine sekundäre Segmentierung durchmacht. Nach diesen Prinzipien gibt HOLMGREN folgende Übersicht von der Phylogenie der Arthropoden, nach dem Bau ihrer Gehirne beurteilt:

"Bei der Beurteilung der Phylogenie der Arthropoden ist erstens darauf Gewicht zu legen, dass es zwei verschiedene Gehirntypen gibt, nämlich einen Typus mit primär unsegmentiertem und einen mit sekundär segmentiertem Vordergehirn.

## Homologien d

		Arthropoda chelicerata			Arthro	
	Segment	<i>Limulus</i>	<i>Arachnoidea</i>	<i>Pantopoda</i>	<i>Phyllopoda</i>	<i>Amphipoda und Isopoda</i>
I.e ursprünglich praeorale und unsegmentierte Körperabteilung	»1:es»	Vorderhirn- »segment»: ohne Antennen	Vorderhirn- »segment»: ohne Antennen	Vorderhirn- »segment»: ohne Antennen	Augensegment	Augensegment
	»2:es»				1. Antennal-segment	1. Antennal-segment
II.e ursprünglich postorale und segmentierte Körperabteilung	1:es	Rostralsegment	Rostralsegment	Rostralsegment	2. Antennal- und Oberlippen-segment	2. Antennal- und Oberlippen-segment
	2:es	Cheliceralsegment	Cheliceralsegment	Cheliceralsegment	Mandibular-segment	Mandibular-segment
	3:es	Pedipalpen-segment	Pedipalpen-segment	Pedipalpen-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment
	4:es	1. Gangbein-segment	1. Gangbein-segment	Palpensegment	2. Maxillar-segment	2. Maxillar-segment
	5:es	2. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment	Eierträger-segment	1. Schwimmfuss-segment	Maxilliped-segment
	6:es	3. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment	1. Gangbein-segment	2. Schwimmfuss-segment	1. Gangbein-segment
	7:es	4. Gangbein-segment	4. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment	3. Schwimmfuss-segment	2. Gangbein-segment
	8:es	1. Abdominal-segment	1. Abdominal-segment	3. Gangbein-segment	4. Schwimmfuss-segment	3. Gangbein-segment



## Vorderen Segmente.

o d a m a n d i b u l a t a					
<i>Decapoda</i>	<i>Chilognatha</i>	<i>Chilopoda</i>	<i>Symphyla</i>	<i>Apterygota</i>	<i>Pterygota</i>
Augensegment	Augensegment	Augensegment	Protocerebral-segment	Augensegment	Augensegment
1. Antennal-segment	Antennal-segment	Antennal-segment	Antennal-segment	Antennal-segment	Antennal-segment
Antennal- und Oberlippen-segment	Oberlippen-segment	Oberlippen-segment	Oberlippen-segment	Oberlippen- (und Paraglossen-?) segment	Oberlippen-segment
Mandibular-segment	Mandibular-segment	Mandibular-segment	Mandibular-segment	Mandibular-segment	Mandibular-segment
1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment	1. Maxillar-segment
2. Maxillar-segment	(rudimentär)	2. Maxillar-segment	2. Maxillar-segment	2. Maxillar-segment	2. Maxillar-segment
Maxilliped-segment	Maxilliped-segment	Maxilliped-segment	1. Gangbein-segment	1. Gangbein-segment	1. Gangbein-segment
Maxilliped-segment	1. Gangbein-segment; einfach	1. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment	2. Gangbein-segment
Maxilliped-segment	2. Gangbein-segment; einfach oder doppelt	2. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment
1. Gangbein-segment	3. Gangbein-segment; doppelt	3. Gangbein-segment	4. Gangbein-segment	1. Abdominal-segment	1. Abdominal-segment



## Homologien der vorderen Segmente.

		Arthropoda chelicerata			Arthropoda mandibulata							
Segment		<i>Limulus</i>	<i>Arachnoidea</i>	<i>Pantopoda</i>	<i>Phyllopoda</i>	<i>Amphipoda</i> und <i>Isopoda</i>	<i>Decapoda</i>	<i>Chilognatha</i>	<i>Chilopoda</i>	<i>Symphyla</i>	<i>Apterygota</i>	<i>Pterygota</i>
I: ursprünglich praecorale und unsegmentierte Körperabteilung	»1:es«	Vorderhirn- »segment«: ohne Antennen	Vorderhirn- »segment«: ohne Antennen	Vorderhirn- »segment«: ohne Antennen	Augensegment	Augensegment	Augensegment	Augensegment	Augensegment	Protocerebral- segment	Augensegment	Augensegment
	»2:es«				1. Antennal- segment	1. Antennal- segment	1. Antennal- segment	Antennal- segment	Antennal- segment	Antennal- segment	Antennal- segment	Antennal- segment
II: ursprünglich postorale und segmentierte Körperabteilung	1:es	Rostralsegment	Rostralsegment	Rostralsegment	2. Antennal- und Oberlippen- segment	2. Antennal- und Oberlippen- segment	2. Antennal- und Oberlippen- segment	Oberlippen- segment	Oberlippen- segment	Oberlippen- segment	Oberlippen- (und Paraglossen-?) segment	Oberlippen- segment
	2:es	Cheliceralsegment	Cheliceralsegment	Cheliceralsegment	Mandibular- segment	Mandibular- segment	Mandibular- segment	Mandibular- segment	Mandibular- segment	Mandibular- segment	Mandibular- segment	Mandibular- segment
	3:es	Pedipalpen- segment	Pedipalpen- segment	Pedipalpen- segment	1. Maxillar- segment	1. Maxillar- segment	1. Maxillar- segment	1. Maxillar- segment	1. Maxillar- segment	1. Maxillar- segment	1. Maxillar- segment	1. Maxillar- segment
	4:es	1. Gangbein- segment	1. Gangbein- segment	Palpensegment	2. Maxillar- segment	2. Maxillar- segment	2. Maxillar- segment	(rudimentär)	2. Maxillar- segment	2. Maxillar- segment	2. Maxillar- segment	2. Maxillar- segment
	5:es	2. Gangbein- segment	2. Gangbein- segment	Eierträger- segment	1. Schwimmfuss- segment	Maxilliped- segment	1. Maxilliped- segment	Maxilliped- segment	Maxilliped- segment	1. Gangbein- segment	1. Gangbein- segment	1. Gangbein- segment
	6:es	3. Gangbein- segment	3. Gangbein- segment	1. Gangbein- segment	2. Schwimmfuss- segment	1. Gangbein- segment	2. Maxilliped- segment	1. Gangbein- segment; einfach	1. Gangbein- segment	2. Gangbein- segment	2. Gangbein- segment	2. Gangbein- segment
	7:es	4. Gangbein- segment	4. Gangbein- segment	2. Gangbein- segment	3. Schwimmfuss- segment	2. Gangbein- segment	3. Maxilliped- segment	2. Gangbein- segment; einfach oder doppelt	2. Gangbein- segment	3. Gangbein- segment	3. Gangbein- segment	3. Gangbein- segment
	8:es	1. Abdominal- segment	1. Abdominal- segment	3. Gangbein- segment	4. Schwimmfuss- segment	3. Gangbein- segment	1. Gangbein- segment	3. Gangbein- segment; doppelt	3. Gangbein- segment	4. Gangbein- segment	1. Abdominal- segment	1. Abdominal- segment



Der erste dieser Typen findet sich bei folgenden Gruppen:

1. Polychaeta errantia,
2. Onychophora,
3. Xiphosura,
4. Arachnoidea.

Der andere kommt folgenden Gruppen zu:

5. Crustacea,
6. Myriapoda,
7. Apterygota,
8. Pterygota.

Von einer Gehirnforn wie diejenige der ersten Gruppe muss die andere Gruppe hergeleitet werden.“

Zu dem ersten dieser zwei Typen gehört auch das Gehirn der Pantopoden.

Aus meinem Schema geht hervor, dass die Arthropoden, deren Gehirn von dem ersten Typus ist, dadurch charakterisiert werden, dass das zweite postoesophageale Segment mit ein paar Cheliceren versehen ist, während die Arthropoden, deren Gehirn von dem zweiten Typus ist, dadurch charakterisiert werden, dass das zweite postoesophageale Segment mit Mandibeln versehen ist.

Die Arthropoden des ersten Typus nenne ich mit einem gemeinsamen Namen Cheliceraten, die des zweiten Mandibulaten. Die Cheliceraten und die Mandibulaten sind offenbar von einander weit getrennt und repräsentieren zwei gesonderte Entwicklungsrichtungen unter den Arthropoden, was für die Entscheidung der Verwandtschaftsverhältnisse der Pantopoden von fundamentaler Bedeutung ist.

Einige, diese beiden Arthropodentypen trennende, wichtige Characteristica sind folgende:

#### A. Die Chelicerata:

1. *Das Vorderhirn ist unsegmentiert.*
2. *Die Kommissuren des Tritocerebrums sind praeoesophageal.*
3. *Die praeoesophageale Körperpartie ist vollständig unsegmentiert.*
4. *Die 1. Antennen fehlen.*
5. *Die Extremitäten des zweiten postoesophagealen Segments, die Cheliceren, sind sekundär praecoral und nicht zu Mundgliedmassen umgebildet.*
6. *Ein Cephalothorax ist stets vorhanden. Eine abgegrenzte Kopfkapsel fehlt vollständig.*

## B. Die Mandibulata:

1. *Das Vorderhirn ist segmentiert.*
2. *Die Kommissuren des Tritocerebrums sind postoesophageal, mit alleiniger Ausnahme derjenigen der Chilopoda.*
3. *Die praeesophageale Körperpartie besteht aus zwei, sekundär ausgebildeten Segmenten. (Innere Segmentierung.)*
4. *Die 1. Antennen sind vorhanden.*
5. *Die Extremitäten des zweiten postoesophagealen Segments, die Mandibeln, sind seitlich gestellt und als Mundgliedmassen ausgebildet.*
6. *Eine abgesetzte Kopfkapsel bei sämtlichen, ausser den Crustaceen, welche entweder einen weniger deutlich abgesetzten Kopf oder auch Cephalothorax haben.*

Auf dem Schema, S. 272—273, spricht HOLMGREN vom Vorderhirn und dem ersten und zweiten Segment der von demselben innervierten Körperteile, ohne näher anzugeben, wie er sich diese gedacht hat. Welche Teile zu diesen beiden Segmenten gehören, geht ja aus dem vorausgehenden Text hervor, aber nicht von welchem Typus die Segmente sind.

Wenn eine Art Segmentierung im Vorderhirn und der von demselben innervierten Körperpartie vorkommt, können ja die dadurch gebildeten Segmente nicht als den folgenden homonom angesehen werden, weil sie sekundär in einem Körperteil entstanden sind, der von der ursprünglichen Segmentierung, d. h. der Segmentierung, welche bei der Annelidtrochophora die postoralen Segmente erzeugt, nicht betroffen worden ist. Ich bin daher der Meinung, dass man gezwungen ist, den Unterschied, der zwischen den ursprünglich praeoralen und den ursprünglich postoralen Segmenten vorhanden ist, scharf zu pointieren, was ich auch mit den auf meinem Schema eingeführten Bezeichnungen bezweckt habe.

---

Nach dem Vorstehenden kann nun die Frage nach dem Pantopodenschnabel wiederaufgenommen werden. Aber zuerst muss ich hervorheben, dass aus den in diesem und dem vorhergehenden Kapitel vorkommenden Erörterungen und aus der Tatsache, dass die Pantopoden Cheliceraten sind, hervorgeht, warum ich in die Morphologie der Pantopoden solche Bezeichnungen eingeführt habe wie Rostralsegment, Rostralnerven, Pedipalpsegment, Pedipalpen, Pedipalpnerven, Pedipalpganglien u. s. w.

Der Pantopodenschnabel ist entstanden durch Verschmelzung eines oberen Antimers, bestehend aus Rostrum und Oberlippe, mit zwei unteren Antimeren, welche vorspringende Verlängerungen des Pedipalpsegments bilden, die an der Spitze die sehr kleinen Pantopodenpedipalpen tragen.

Ebenso wie die unteren Schnabelantimeren Verlängerungen des Pedipalpsegments sind, ist das Rostrum eine Verlängerung des Rostral-

segments und das Insertionsgelenk des Rostrums, wo sich ein solches Gelenk ausgebildet findet, muss als sekundär angesehen werden. Das Insertionsgelenk der unteren Schnabelantimeren ist auch sekundär, ebenso wie das Gelenk, das bei gewissen Arten zwischen Spitze und Insertion der unteren Antimeren zu finden ist.

Die Cheliceraten haben keinen abgesetzten, beweglichen Kopf, dafür ist dieses Gelenk zwischen "Rumpf" und Schnabel der Pantopoden entwickelt worden.

Wie ich oben erwähnt habe, ist es noch keinem Embryologen gelungen die Anlage und die früheste Entwicklung des Schnabels vollständig zu verfolgen. Aber das Rostrum der Pantopoden ist homolog mit dem der Arachnoiden, und die Cheliceren sowohl der Pantopoden als auch der Arachnoiden verschieben sich bei der ontogenetischen Entwicklung zu einer mehr oder weniger vollständig dorsalen Lage. Es ist bekannt, wie dies bei den Arachnoiden vor sich geht, und dank dieser Kenntnis könnte man, wie mir scheint, ein allem Anschein nach recht zuverlässiges Bild von der Schnabelentwicklung der Pantopoden erhalten, deren Verlauf ich mir in grossen Zügen so denke, wie die Textfig. 23 zeigt. Dieselbe Textfig. zeigt ja auch die Bildung des Hinterhirns und die Ursache, weshalb die Kommissuren des Rostralganglions praeoesophageal sind.

Dies vorausgesetzt kann man sich leicht vorstellen, wie die Kommissuren des Tritocerebrums (= des Rostralganglions) sich entwickeln und während der ontogenetischen Entwicklung der Pantopoden eine praeoesophageale Lage einnehmen, weil sie bei dieser wahrscheinlich nicht anfangen herauszuwachsen, bevor das Tritocerebrum mehr praeoesophageal, als postoesophageal ist.

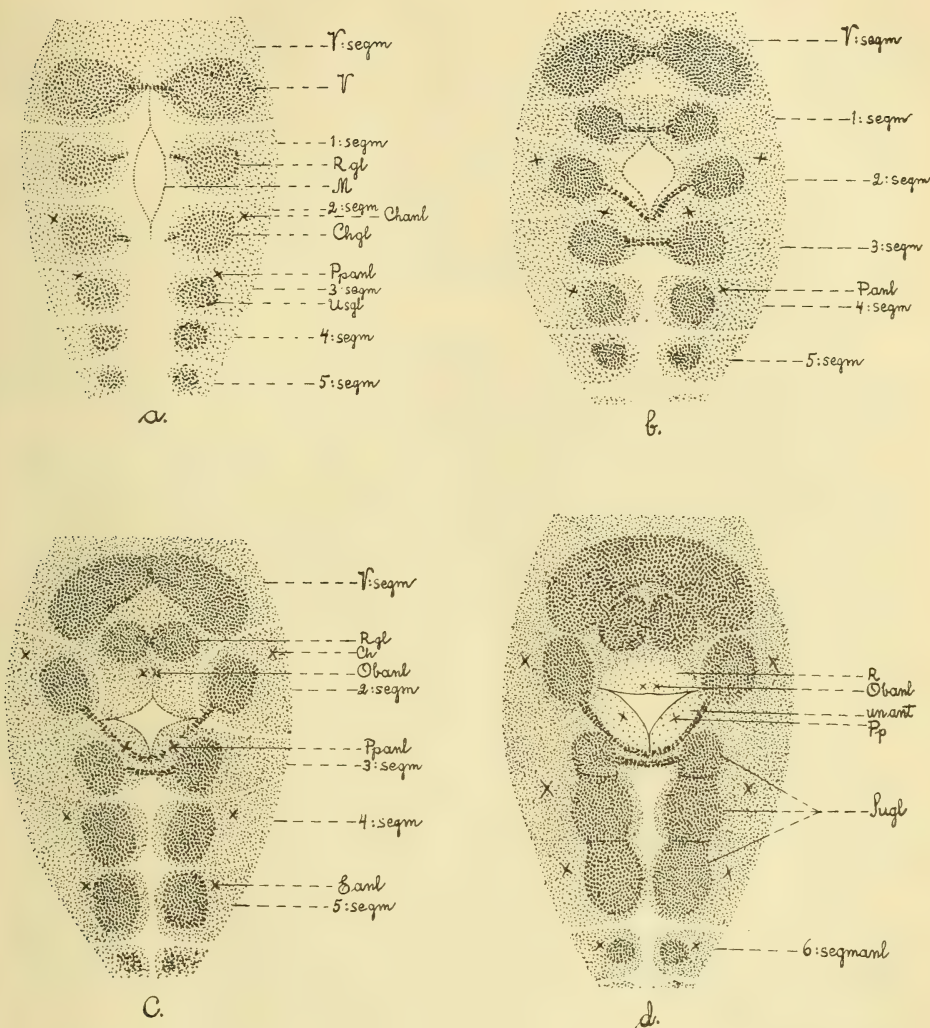
Ist es demnach relativ leicht, die ontogenetische Entwicklung der Tritocerebralkommissuren der Pantopoden, und auch der Arachnoiden und der Chilopoden zu verstehen, so hält es um so schwerer die phylogenetische Entwicklung derselben zu ergründen.

Wir wissen, dass das Tritocerebrum ursprünglich postoesophageale Kommissuren gehabt hat, und ausserdem wissen wir, dass in der phylogenetischen Entwicklung der Arthropoden eine Tendenz das zentrale Nervensystem der vorderen Körperteile zu konzentrieren, und den Mund ventral zu verschieben vorhanden ist. Es wären demnach, wie mir scheint, nur zwei Entwicklungsrichtungen denkbar, welche beide darin resultieren, dass die Tritocerebralkommissuren praeoesophageal werden. — Ich setze hierbei voraus, dass Entwicklungsstadien, wo die ventrale Verschiebung des Mundes die Tritocerebralkommissuren abschneidet, undenkbar sind, weil sie einem der Prinzipien für den Bau des Nervensystems widersprechen würden.

Die erste der beiden Entwicklungsrichtungen würde dahin gehen, dass die ursprünglichen, postoesophagealen Tritocerebralkommissuren allmählich verschwinden und inzwischen durch neugebildete Kommissuren



ersetzt würden. Würde eine solche Veränderung aus postoesophagealem in praeoesophagealen Kommissurenverlauf nach dieser Entwicklungs-



Textfig. 23.

Der hypothetische Verlauf der Entwicklung des Schnabels und die Verschiebung und Kommissurbildung der vorderen Ganglien bei der Ontogenese der Pantopoden. *V:segm* — Vorderhirnsegment; *1: — 6:segm* erstes bis incl. sechstes ursprünglich postorales Körpersegment; *antl* — Anlage; *V* — Vorderhirn; *R* — Rostrum; *Rgl* — Rostralganglion; *Ob* — Oberlippe; *M* — Mund; *Chgl* — Chelicerenganglion; *Ch* — Cheliceren; *Pp* — Pedipalpe; *P* — Palpe; *E* — Eierträger; *un ant* — unteres Schnabelantimer; *Usgl* — Ganglion der unteren Schnabelantimeren; *Sugl* — unteres Schlundganglion.

richtung erfolgen, so würden Arthropoden mit gleichzeitig sowohl postals auch praeoesophagealen Tritocerebralkommissuren existiert haben oder eventuell noch existieren. Solche Fälle sind bisher nicht bekannt,

was ja freilich die Unmöglichkeit einer derartigen Entwicklungsrichtung nicht beweisen kann.

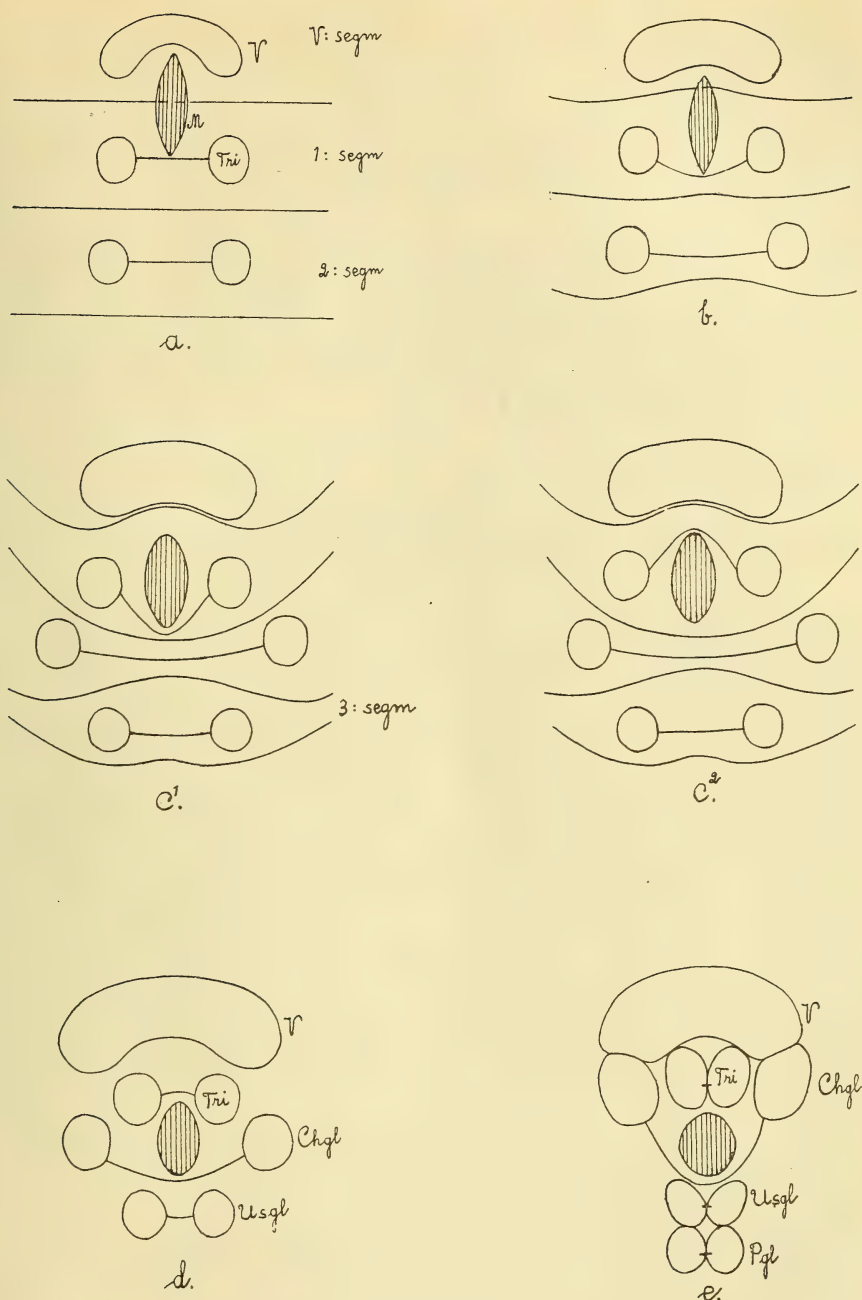
Die zweite Möglichkeit besteht darin, dass die ursprünglichen Kommissuren beibehalten würden, sich aber der Verschiebung des Mundes gegenüber passiv verhielten. Nach dieser Entwicklungsrichtung müssen nahestehende Arthropoden existiert haben oder eventuell noch existieren, welche entweder praeoesophageale oder auch postoesophageale Tritocerebralkommissuren haben. Unter den Myriapoden haben die Diplopoden postoesophageale, die Chilopoden dagegen praeoesophageale Tritocerebralkommissuren. Die Myriapoden dürften also besonders geeignet sein für ein ausführlicheres Studium dieser Verhältnisse, sofern nicht die beiden eben erwähnten Unterklassen sich phylogenetisch als allzu weit entfernt herausstellen sollten.

Vieles scheint mir dafür zu sprechen, dass es diese zweite hypothetische Entwicklungsrichtung ist, nach welcher die phylogenetische Entwicklung der Tritocerebralkommissuren stattgefunden hat.

Die ontogenetische Entwicklung der Kommissuren ist zwar nicht vollständig bekannt, aber man weiss, dass sie sich relativ spät entwickeln, während die Verschiebung des Mundes relativ früh erfolgt. Erfolgt ferner die Entwicklung der Kommissuren insofern passiv im Verhältnis zur Mundverschiebung, als die Kommissuren eines Ganglions einander gerade gegenüber auf dem kürzesten Wege herauswachsen, dann werden die Kommissuren des Tritocerebrums während der phylogenetischen Entwicklung zuerst postoesophageal, darauf entweder post- oder praeoesophageal und schliesslich praeoesophageal sein.

Darf man annehmen, dass das was in diesem Fall das Tritocerebrum betrifft, auch für andere Ganglien im Prinzip gleich ist, was mir berechtigt erscheint, so erhält man dadurch meines Erachtens eine grössere Möglichkeit für die Beurteilung, wie die Entwicklung des vorderen Teils des Pantopodennervensystems vor sich gegangen ist.

Betrachten wir das Chelicerenganglion der Pantopoden, das im ersten Kapitel beschrieben wurde, so erinnern wir daran, dass das Chelicerenganglion im Gehirn eine sogar noch stärker dorsale Lage einnehmen kann, als es mit dem Rostralganglion der Fall war. Aber die Verschiebung des Chelicerenganglions nach vorn ist in der phylogenetischen Entwicklung späteren Datums, als die des Rostralganglions, und zwar so spät, dass sich die Verschiebung noch sehr deutlich in der ontogenetischen Entwicklung widerspiegelt. Die Kommissuren des Chelicerenganglions haben daher Zeit genug sich während der Ontogenese auszubilden, lange bevor die vorgeschobene Lage sekundär fixiert worden ist. Daraus wird es verständlich, dass die Kommissuren des Chelicerenganglions postoesophageal sein können, obgleich das Ganglion selbst stark cephalisiert ist.



Textfig. 24.

Hypothetischer Verlauf der Entwicklung der Tritocerebralkommissuren sowie Verschiebung des Mundes und der vorderen Ganglien während der phylogenetischen Entwicklung der Arachnoiden und der Panto-poden. *a, b, c, d, e* — fünf Entwicklungsstadien: *a* und *b* mit suboesophagealen; *c* mit suboesophagealen (*c'*) oder praeoesophagealen (*c''*); *d* und *e* mit praeoesophagealen Tritocerebralkommissuren. *Tri* — Tritocerebrum; *Pgl* — Palpenganglion; die übrigen Bezeichnungen siehe Textfig. 23.



Diese Verschiebungen erfolgen ja während der phylogenetischen Entwicklung bei den erwachsenen Tieren ganz langsam und werden darauf — noch langsamer — auf die Larvenformen übertragen. Bei den Pantopoden ist die Cephalisierung des Tritocerebrums und des Chelicerenganglions bedeutend weiter vorgeschritten als bei den Skorpionen. Da indessen, trotz der häufig so weit gegangenen Cephalisation, bei den Pantopoden keine praeoesophagealen Chelicerenganglionkommissuren, welche nach und nach die langen bogigen suboesophagealen Commissuren ersetzen sollten, zu existieren scheinen, scheint es mir am wahrscheinlichsten, dass die phylogenetische Entwicklung der Tritocerebralkommissuren nach dem zweiten Entwicklungstypus erfolgt ist, den ich schematisch in Textfig. 24 dargestellt habe.

**Anzahl bekannter Segmente und Extremitätenpaare bei Protonymphon-  
larve und bei Imago eines mit 4 Gangbeinpaaren  
versehene Pantopoden.**

Unter allen denjenigen, welche Untersuchungen über die Entwicklung von  $p^4$  und  $p^5$  angestellt haben, ist DOGIEL der einzige, der einen Fall — am Chaetonymphon — beobachtet hat, wo  $p^4$  nicht ganz abgeworfen, sondern direkt zu einer neuen Extremität (= Palpe) ausgewachsen war. Doch hat DOGIEL diese Entwicklung, die während zwei, durch eine Häutung getrennten Larvenstadien erfolgte, nur nach ihrer äusseren Form verfolgt. Von dem zweiten (VII., DOGIEL) dieser Stadien hatte DOGIEL ausserdem ein sehr knappes Material; er schreibt darüber: "Das Stadium VII (Textfig. 104) habe ich leider nur sehr selten angetroffen, so dass ich bezüglich seiner über recht spärliche Angaben verfüge". Aber welche Veränderungen haben während der Häutung stattgefunden? Ja, darüber gibt DOGIEL keinerlei Aufklärung. Ausserdem war DOGIEL der Meinung, dass das Nervensystem einen indirekten Beweis (siehe die Historik dieses Kapitels) für die Richtigkeit seiner Ansicht bilde. Dies ist indessen nicht der Fall. Es ist ein schon DOHRN bekanntes Verhältnis, dass bei solchen Pantopoden, wo bei Imagines Palpen und Eierträger rudimentär sind oder ganz fehlen, doch bei diesen die rudimentären Nerven der verschwundenen Extremitäten noch vorhanden sein und Muskeln und Integument an den Insertionsstellen innervieren konnten. Diese rudimentären Nerven verzweigten sich unbedeutend und gingen von gleichzeitig mit den Nerven reduzierten Zentren im zentralen Nervensystem aus. Dass DOGIEL beobachtet hat, dass ein Stumpf vom Nerven der Larvenextremität noch übrig ist, nachdem die Larvenextremität abgeworfen war, kann daher keinen Beweis dafür bilden, dass die neue Extremität durch eine direkte, erneute Entwicklung eines proximalen Restes der Larvenextremität entstanden sei.

Ich habe an Schnittserien durch Entwicklungsstadien von *Boreonymphon robustum* die Angaben DOGIELS u. a. doch bestätigen können. An diesen Serien habe ich beobachtet, dass die Nervenstümpfe, die nach dem Abwerfen der larvalen Extremitäten übrig bleiben, von neuem auswachsen und Palpen und Eierträger innervieren. Palpen und Eierträger entsprechen also  $p^4$  und  $p^5$  und sind erneuerte Extremitätenpaare an demselben Segment wie diese.

Hiermit sind die Segmentierungs- und Extremitätenfragen in bezug auf die Anzahl der zwischen dem Pedipalpsegment und dem Segment des ersten Beinpaars liegenden Körpersegmente klar. Hinter den am Ende des ersten Kapitels beschriebenen Ganglien und Körpersegmenten folgen:

2. Das *Palpensegment* mit dem *Palpenganglion*, das die Palpennerven abgibt und das zweite Ganglion des unteren Schlundganglions ist.

3. Das *Eierträgersegment* mit dazugehörendem *Eierträgerganglion*, das die Nerven nach den Eierträgern abgibt. Dieses Ganglion ist das dritte Ganglion des unteren Schlundganglions.

4. Das *erste Gangbeinsegment* mit dazugehörendem Ganglion, das die Nerven nach dem ersten Gangbeinpaar abgibt.

Dieses Ganglion ist bei manchen Arten frei, bei anderen wiederum (DOHRN) mit dem unteren Schlundganglion verschmolzen und bildet das vierte und bei den bisher untersuchten Pantododen hinterste Ganglion des unteren Schlundganglions.

IV. Die darauf folgenden drei (oder vier, wenn das Ganglion des ersten Gangbeinpaars mit dem unteren Schlundganglion nicht verschmolzen ist) Gangbeinsegmente mit dazugehörenden Ganglien. Und ausserdem ein rudimentäres Segment, das bei den "decapoden" Pantopoden entwickelt und mit einem Paar Gangbeine versehen ist.

V. Das Analsegment mit dazugehörenden Ganglion. Ob bei den rezenten Pantopoden — zwischen dem Analsegment und dem letzten der Gangbeinsegmente — noch weitere entwickelte Segmente vorkommen, ist mir nicht bekannt, da ich keine Gelegenheit finden konnte, eine der (nach dem Bau des Nervensystems unbekannten) Pantopodenarten, welche "segmentiertes" (?) "Abdomen" (DOHRN) haben, zu untersuchen.

Die rezenten Pantopoden haben also:

A. Eine vordere, ursprünglich praeorale und unsegmentierte Körperabteilung.

B. Eine hintere ursprünglich postorale und segmentierte Körperabteilung, die bei den rezenten Pantopodenarten aus mindestens 11 Segmenten besteht.

Das Protonymphon besteht aus Körperabteilung A + den fünf ersten zur Körperabteilung B gehörenden Segmenten.

## DRITTES KAPITEL.

Beiträge zur Kenntniss von den Augen der  
Pantopoden.

## Einleitung.

Als ich die sehr knappe Literatur, die den Bau der Pantopodenaugen behandelt, durchging, fand ich, dass die bis jetzt auf diesem Gebiete ausgeführten Untersuchungen lange nicht ausreichen um uns einen eingehenderen Vergleich zwischen den Pantopodenaugen und den Augen anderer Arthropoden zu gestatten. Auch die letzte und ausführlichste Arbeit auf diesem Gebiete, diejenige von SOKOLOW (1911) ist in dieser Hinsicht ungenügend. Ich gestatte mir hier das Schema zu reproduzieren (Textfig. 25), das SOKOLOW vom Pantopodenauge entworfen hat. Die Richtigkeit dieses Schemas schien mir bei näherer Betrachtung sehr problematisch zu sein. In erster Linie betrifft das den Umstand, dass SOKOLOW glaubt, die Nervenfasern des Opticus treten gerade durch die Retinazellenspitzen in dieselben ein. Weiter gibt natürlich das eigentümliche Aussehen der "Pigmentzellen" zu der Vermutung Anlass, dass SOKOLOW sich in bezug auf dieselben geirrt habe; denn dass eine Pigmentzellschicht gleichzeitig so viele und sogar augenscheinlich diametral entgegengesetzte Funktionen haben sollte, scheint mir ganz unverständlich.

Da ich — mehr was das Wesentliche, als Einzelheiten betrifft — zu einer ganz anderen Auffassung gekommen bin als SOKOLOW, will ich dieselbe hier vorlegen und halte es für notwendig meine Beschreibung zum Teil der Darlegung SOKOLOWS Schritt für Schritt folgen zu lassen. Und zwar teils darum, weil mir eine Wiederholung einer ganzen Reihe von SOKOLOW gegebener Einzelbeschreibungen unnötig scheint, und teils weil ich auf jeden Fall SOKOLOWS Arbeit unablässig zitieren muss.

## Historik.

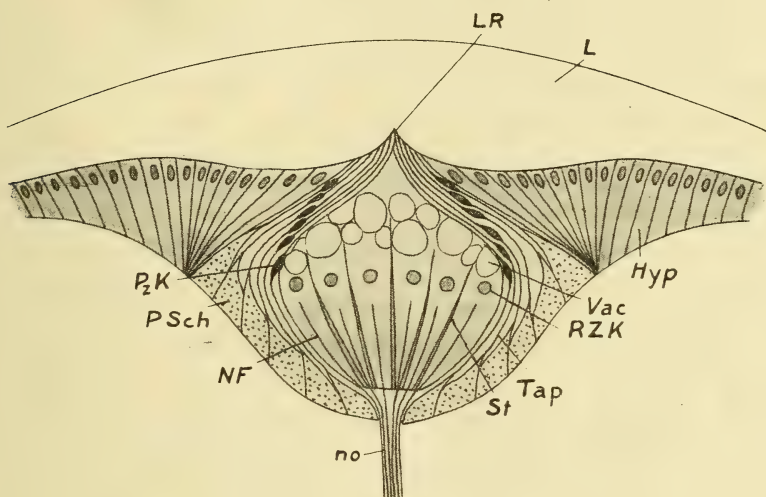
Die älteren Verfasser, die sich mit dem Bau und der Innervation der Augen beschäftigt haben, und deren Beobachtungen von einiger Bedeutung sein können, sind HOEK und DOHRN (1881), welche viele wertvolle Aufklärungen über die Form der Augen und des Augenhügels, über die Lage der Augen im Verhältnis zu einander und zum Augenhügel wie auch über den gröberen Verlauf der Augennerven nebst einigem über die Form und den Bau der Linse geliefert haben. Ausserdem hat be-



sonders HOEK zur Kenntniss von der mehr oder weniger weitgehenden Reduktion der Augen bei manchen Pantopoden beigetragen und ganz kurz ein solches rudimentäres Auge nach einer Untersuchung von *Boreonymphon robustum* BELL beschrieben.

Der feinere Augenbau ist indessen sowohl HOEK als DOHRN entgangen und wenn sie auch dies und jenes von gewissen Zellen und Zellschichten gesehen haben, genügten doch die technischen Hilfsmittel, die diesen Forschern zur Gebote standen, nicht um ihnen eine hinreichende Orientierung der einzelnen Beobachtungen zu gestatten.

MORGAN (1891) bringt eine in vielen Hinsichten vortreffliche Schilderung vom Pantopodenaugen. Er beschreibt ebenso wie HOEK und DOHRN



Textfig. 25.

Schematischer Horizontalschnitt des Pantopodenauges; zeigt seinen einschichtigen Bau. *Hyp* — Hypodermis; *L* — Linse; *LR* — Linsenrinne; *NF* — Neurofibrille; *no* — Nerv; *PzK* — Pigmentschicht; *PzK* — Pigmentzellkerne; *RZK* — Retinazellkerne; *St* — »Stäbchengebilde«; *Tap* — Tapetum; *Vac* — Vacuolenschicht. (Nach SOKOLOW.)

auch die Orientierung der Augen und des Augenhügels im allgemeinen, macht sich aber wie so viele andere und überhaupt alle, die über die Augen geschrieben haben, mancher Generalisierungen schuldig in bezug auf eine ganze Reihe von Einzelheiten, die indessen bei verschiedenen Arten sehr verschieden sind.

Im Gegensatz zu HOEK hat MORGAN den abweichenden Bau der Ektodermzellen »in the region of the eye« richtig beobachtet und schreibt über dieselben: »The cells are much longer, have conspicuously large nuclei, and tapering away at their inner ends into fine processes, which run out to the sides of the eye. The whole arrangement of these corneal-hypodermal cells — lentigen cells — is markedly bilateral, as seen

in Fig. 32“. Unter diesen Zellen beschreibt er eine Schicht von Nervenfasern, und unter dieser die Retinazellschicht, auf deren Innenseite die Pigmentzellschicht folgt, welch letztere er in folgender Weise beschreibt: "This inner layer is composed of variously shaped cells containing much dark pigment, but the shapes of these cells can only be determined by maceration“.

Der schwächste Punkt in der Arbeit MORGANS liegt in der Darstellung der histologischen Verhältnisse des Auges. Unter anderem hat MORGAN bei seinen Macerationen das Unglück gehabt Zellen aus verschiedenen Zellschichten mit einander vermengt zu haben. Was u. a. daraus hervorgeht, dass MORGAN mehrere Übergangsformen zwischen Pigmentzellen und Retinazellen zu finden geglaubt hat, und der Meinung gewesen ist, dass die Pigmentzellen mit Nervenfasern zusammenhängen, was der Verf. auch abgebildet hat. Die Abbildungen sind in der Regel, wie dies auch SOKOLOW hervorgehoben hat, keineswegs auf derselben Höhe wie der Text.

MORGAN beschreibt die Augen bei Larven von *Tanystulum*, und meint, dass die Augen sich hier durch eine Einstülpung von Ektodermzellen in der Weise entwickeln, dass die Augenblase dorsal von der Einstülpungsstelle und dicht am Ektoderm zu liegen komme. In diesem also dreischichtigen Gebilde bilden die Zellen der äusseren Schicht die von MORGAN als einheitlich aufgefasste Linse; die der Matrixzellen der Linse zunächst liegende Schicht wird zur Retina und die innerste zur Pigmentschicht.

MORGAN kommt schliesslich zu dem Resultat, dass das Pantopodenauge ein dreischichtiges, invertiertes Auge sei, das sein nächstes Seitestück unter den Arachnoiden finde. Doch soll das Pantopodenauge Spuren von Rückbildung zeigen und dem Stadium in der Entwicklung des Arachnoiden Auges entsprechen, wo die Inversion der Retina stattgefunden hat, und die bei den Arachnoiden darauf folgende Reversion soll sekundär sein.

MEISENHEIMER (1902) will im Hinweis auf das "Medianauge der Protonymphonlarve" und ihrer Ähnlichkeit mit dem Naupliusauge, geltend machen, dass die von MORGAN gefundene Ähnlichkeit zwischen Pantopoden und Arachnoiden in bezug auf die Augen nur als eine scheinbare anzusehen sei. MEISENHEIMER sagt darüber: "Wir werden hierdurch zu einer näheren Besprechung des Medianauges selbst übergeleitet. Vergleichen wir zunächst die paarigen Pigmentbecher des dreitheiligen Naupliusauges mit den beiden Augenbechern der Protonymphonlarve, so ergibt sich ohne Weiteres eine sehr bedeutende Uebereinstimmung ihres morphologischen Aufbaues, wobei wir von den feinsten Details des lichtaufnehmenden Apparates absehen. Hier wie dort (vgl. Textfig. 12 und meine Fig. 21 u. 22 auf Taf. XIV) findet sich am Grunde des Augenbechers eine nur wenige Kerne enthaltende Pigmentschale, in sie ein-

gelagert sind beim Nauplius zahlreiche Retinazellen, bei der Protonymphonlarve zwei, umschlossen wird das Ganze nach aussen hin von einer einfachen Zellenlage, die nach CLAUS aus Bindegewebeelementen sich zusammensetzt, die mir aber mit der Bildungsgeschichte des Auges in Zusammenhang zu stehen scheint und sich wohl als ektodermales Gebilde herausstellen dürfte. Nun ist aber das Naupliusauge dreitheilig, es scheint also zunächst hier ein wichtiger Unterschied gegenüber den Pantopoden vorhanden zu sein, jedoch nur scheinbar. PEDASCHENKO nimmt für Lernaea an, dass der unpaare, ventrale Theil des Medianauges, der sich gegenüber den seitlichen Theilen als eine kompliziertere Bildung darstellt, aus der Verschmelzung zweier selbständiger Augenbecher hervorgegangen sei, und damit ist wieder die vollständige Uebereinstimmung beider Larvenformen gewonnen, denn auch bei der Protonymphonlarve tritt später noch ein zweites, genau gleich gebautes Augenpaar neben dem ersten auf. Das Medianauge beider Larvenformen würde also sowohl in seiner Zusammensetzung wie auch seinem inneren Bau nach eine vollständig gleiche Ausbildung aufweisen.“

Auf diese Beschreibung MEISENHEIMERS werde ich später bei der Begründung der Verwandtschaftsverhältnisse der Pantopoden Gelegenheit finden zurückzukommen. Hier kann es genügen zu bemerken, dass meine Beschreibung des Pantopodenauges sich auf das Auge von Imagines bezieht.

DOGIEL (1911) hat auch die Augen einiger Pantopodenlarven studiert und über die Entwicklung der Augen in ihrem gegenseitigen Verhältnis geschrieben: “Zweitens habe ich mich bei Chaetonymphon spinosum ganz unbedingt davon überzeugen können, dass das zweite Augenpaar auf eine andre Weise entsteht, und zwar unabhängig von dem ersten Paare und hinter demselben“.

---

Dies ist kurzgefasst das Wesentlichste der Literatur über diesen Gegenstand und ich gehe nun zu meiner eigenen Untersuchung und zur Kritik der Arbeit SOKOLOWS über, der jüngsten und eingehendsten Abhandlung auf diesem Gebiete, die u. a. in dem grossen Handbuch LANGS (1914) der Beschreibung der Pantopodenaugen zu Grunde gelegt ist.



## Eigene Untersuchungen.

### Material und Technisches.

Die Pantopoden, an welchen meine Untersuchung hauptsächlich ausgeführt ist, sind:

*Nymphon strömii* KR.

*Nymphon grossipes-mixtum* KR.

*Nymphon leptocheles* SARS

aus Bohuslän, wo sie gesammelt und meistens in starker FLEMMING'scher Flüssigkeit (siehe die Einleit.) fixiert wurden. Aber auch ganz einfach in Spiritus gelegte, oder kurz vorher in Formalinspirituskonservierte Exemplare konnten recht wohl angewendet werden, obschon sie sich Konservierungsflüssigkeiten gegenüber recht launenhaft gezeigt haben.

Ausserdem habe ich, wie aus der Photographie Fig. 39, Taf. XV ersichtlich ist, einen Teil des Auges der

*Decalopoda australis* EIGHT

in Schnittserien zerlegt. SOKOLOW und ich haben also nur eine einzige Art, *Nymphon strömii* KR., gemeinsam, was indessen, wie zur Genüge aus dem folgenden hervorgehen wird, nicht hindert, dass die Resultate meiner Beobachtungen direkt mit denen SOKOLOWS verglichen werden können. Da es sich in meiner Arbeit in letzter Linie eigentlich nur um die grossen Hauptzüge im anatomischen Bau des Pantopodenauges handelt, denke ich, dass der Umstand, dass ich mich nicht derselben Arten, wie SOKOLOW, bedient habe, nicht so viel zu bedeuten hat. Scheinbar habe ich auch an meinem Material dasselbe gesehen wie SOKOLOW, obgleich die nähere Untersuchung ergeben hat, dass die Anatomie des Auges nicht die von SOKOLOW geschilderte sein kann.

Für die Ausführung der Untersuchung stellte ich Schnittserien mit 3,5, 4,5 oder 5,5  $\mu$  dicken Schnitten durch ganze Individuen, ganze Augenhügel oder (bei *Decalopoda*) Teile von solchen her. Die schwer in Schnittserien zu zerlegende Cuticula des Augenhügels hat mir, wie auch auf einigen der Photographien zu sehen ist, naturgemäss recht grosse Schwierigkeiten bereitet, indem viele Schnitte in den Serien übel zu-gerichtet wurden. Vielleicht ist diese Zersetzung bei der Färbung noch verschlimmert worden, weil ich, um eine gleichmässige Färbung zu erhalten diese erst nach der Schnittzerlegung ausführen wollte. Indessen wurden hinreichend gelungene Schnittserien erhalten, um zu brauchbaren und recht deutlichen Bildern von der Anatomie des Auges zusammengestellt werden zu können. Zum Färben habe ich teils ausschliesslich Eisenhämatoxylin, teils Doppelfärbungen entweder mit EHRLICH'S Hämatoxylin-Eosin oder Eisenhämatoxylin-Pichrofuchsin benutzt.

### Lage und Stellung der Augen.

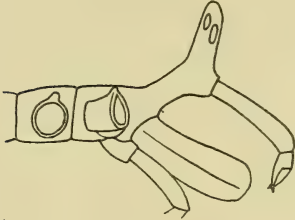
In seinem diesem entsprechenden Kapitel zieht SOKOLOW aus gewissen ihm bekannten Einzelheiten allzu weitgehende Schlussfolgerungen; diese Einzelheiten sollten, glaubte er, für alle Pantopoden gemeinsam sein. Gerade wenn es sich nicht um allgemeinere Fragen, sondern z. B. nur um mehr oder weniger habituelle Charaktere handelt, muss man ganz besonders vorsichtig sein, wenn dieselben so äusserst variable Tiere, wie die Pantopoden, betreffen. Als Beispiel derartiger Variationen kann ich erwähnen, dass ich bei einer noch nicht beschriebenen antarktischen Nymphon-Art gefunden habe, dass Individuen von demselben Lokal in bezug auf Grösse und Pigmentierung der Augen so grosse Variationen zeigen, dass man vermuten könnte, dass manche Exemplare völlig blind wären, während andere sehr gut entwickelte Augen hatten. Beleuchtend für Variationen zwischen verschiedenen Individuen einer und derselben Art sind auch die Photographien (Taf. XIV, Fig. 34 und 36), welche zeigen, welcher grosser Unterschied zwischen der Entwicklung der Linse bei zwei verschiedenen Individuen von *Nymphon grossipes-mixtum* KR. vorkommen kann.

Wenn nun SOKOLOW z. B. schreibt: "Wie schon längst bekannt, liegen die vier Augen der Pantopoden auf einem besonderen Hügel, der in Form eines hervortretenden Höckers auf der dorsalen Fläche des vordersten Rumpfsegmentes steht. Die vier Augen liegen in einer Ebene, die nahezu horizontal ist, und jedes kommt je einem Quadranten zu" — so ist dies, was die horizontale Lage der Augen anbelangt, ein Verhältnis, das sehr wohl eine Menge Pantopoden charakterisieren kann, das aber durchaus nicht für alle gilt, was, um nur einige Namen zu nennen, *Anoplodactylus petiolatus* KR. und *Pallenopsis pilosa* HOEK beweisen können (Textfig. 26 und 27).

In der entsprechenden Abteilung "Lage und Stellung der Augen" in SOLOKOWS Arbeit hat dieser die Form des Augenhügels bei den Pantopoden folgendermassen zu erklären versucht: "Die Längsachse des Augenhügels steht entweder senkrecht zur Oberfläche des Segmentes (*Nymphon* Fig. 5, *Ammothoa*), oder sie ist zu derselben geneigt und zwar in der Richtung nach hinten (*Chaetonymphon* Fig. 6, *Phoxichilus*). Dies ist dadurch zu erklären, dass bei den letztgenannten Arten der Körper vorn etwas geneigt ist, so dass der Augenhügel, wenn er senkrecht zur Körperfläche stünde, auch nach vorn geneigt wäre; dies hätte aber zur Folge, dass die Augenachsen nicht gleichmässig nach allen Richtungen gerichtet sein würden, sondern die der vorderen Augen mehr nach unten, die der hinteren mehr nach oben. Durch die kaudalwärts geneigte Lage des Augenhügels wird dagegen erzielt, dass seine Längsachse im Raume doch senkrecht orientiert ist und die Augenachsen ihre übliche Richtung beibehalten." Bei dem reichen Material von beschriebenen Pantopoden-

arten, das nunmehr zur Verfügung steht, ist indessen leicht nachzuweisen, dass ein derartiger Erklärungsversuch nicht befriedigend ist.

Und die Form und Richtung des Augenhügels, nebst der Stellung der Augen bei gewissen Anoplodactylusarten und Nymphonarten, *N. serratum* G. O. Sars (Textfig. 28) z. B., und, um ein Beispiel aus einer anderen Familie zu nennen, *Pseudopallene circularis* Goodsir (Textfig. 29),



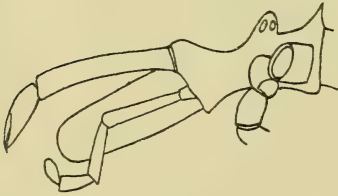
Textfig. 26.



Textfig. 27.

*Anoplodactylus petiolatus* Kr. (Nach Sars). *Pallenopsis pilosa* Hoek (Nach Bouvier).

widerlegen sofort Sokolows Auffassung, dass die Form des Augenhügels nach der grösseren oder geringeren Neigung des Körpers in der Weise wechseln sollte, dass das Licht die Augen stets schräg von oben treffe. Dieser Erklärungsversuch Sokolows steht in engem Zusammenhang mit seiner, wie ich alsbald zeigen werde, wenigstens generell fehlerhaften Theorie von der Linse.



Textfig. 28.



Textfig. 29.

*Nymphon serratum* G. O. Sars (Nach Sars). *Pseudopallene circularis* Goodsir (Nach Sars).

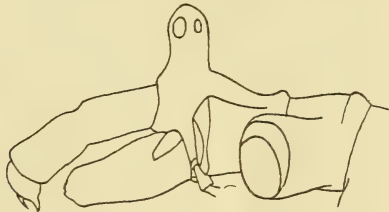
Ich glaube, dass bei vielen Arten, wie z. B. *Anoplodactylus petiolatus* Kr., die Form des Augenhügels von rein biologischen Faktoren abhängig ist, die auf die Erhaltung eines gewissen Sehfeldes abzielen. Und die eigenartige Entwicklung des Augenhügels bei dieser Art scheint mir für eine solche Erklärung zu sprechen.

Sokolow hat auch einen Versuch gemacht einigermassen zu erklären, weshalb die Augen in einem Augenpaar grösser sein können, als die im zweiten Paar. Darüber schreibt er: "Dieser Umstand steht vielleicht mit der geneigten Lage des Augenhügels im Zusammenhange.



Durch die Neigung der Achse des Augenhügels nach hinten musste die vordere Fläche desselben ausgedehnt, die hintere aber zusammengezogen werden. Es ist nicht unmöglich, dass gerade aus diesen mechanischen Ursachen die vorderen Augen grösser wurden und die hinteren sich verkleinerten“. Diese Erscheinung lässt sich indessen nicht so erklären, und z. B. in *Pallenopsis macronyx* Bouv. (Textfig. 30) finden wir einen Pantopoden, der einen etwas nach vorn gebeugten Augenhügel hat, bei welchem also, nach SOKOLOWS Theorie, die vorderen Augen die kleineren sein sollten. Tatsächlich sind indessen die vorderen Augen mehr als doppelt so gross, wie die hinteren.

Wollte man versuchen einen Grund für das Verhältnis zu finden, weshalb bei mehreren Pantopodenarten, sowohl solchen mit geradem als mit geneigtem Augenhügel, mit nach vorn sowohl wie nach hinten gerichtetem, das vorderste Augenpaar die grössten und bestentwickelten Augen hat, so würde es, meines Erachtens, weit plausibler sein, anzunehmen, dass auch dies von biologischer Bedeutung ist, und dass die



Textfig. 30.  
*Pallenopsis macronyx* Bouv. (Nach BOUVIER).

vorderen Augen für diese Pantopoden eine grössere Rolle spielen, als die hinteren.

Die vielen Einzelheiten, die hier noch erwähnt werden könnten, in bezug auf Form und Stellung der Augen und des Augenhügels an den von mir anatomisch untersuchten Arten, sind schon früher so wohlbekannt, dass sie hier nicht von neuem beschrieben zu werden brauchen.

### Allgemeiner Bauplan der Augen.

(Taf. XIII, Fig. 30; Taf. XIV, Fig. 38, 40.)

Auch hier weichen meine und SOKOLOWS Beobachtungen von einander ab, und ich fasse fast alle die Zellagen oder Schichten, aus welchen das Auge zusammengesetzt ist, in anderer Weise auf. Der unter der Linse gelegene Teil der Hypodermis, dem von SOLOKOW nur eine linsenbildende Funktion zugeschrieben wird, ist nach meinem Dafürhalten als ein Glaskörper anzusehen. Auf diesen folgt die Retina, deren Zellen sich nicht, wie SOKOLOW behauptet, mit den Nervenfasern des Opticus

in ihren Spitzen, sondern statt dessen an den mehr basalen Teilen der Zellen verbinden. Auf die Retina folgt das sog. Tapetum, das, wie ich feststellen konnte, aus den basalen Zellteilen der inneren Hypodermiszellschicht (siehe weiterhin unter "Die Hypodermis") gebildet ist. Darauf folgt schliesslich die Pigmentzellschicht, die von vollständig anderem Aussehen ist, als SOKOLOW sie sich vorgestellt hatte, und weit entfernt das Tapetum zu bilden, ist sie statt dessen von der vorhergehenden Zellschicht durch die Basalmembran derselben getrennt.

### Die Linse.

Wie dies schon von SOKOLOW beschrieben worden ist, hat die Linse, von aussen betrachtet, einen ovalen Umriss; die lange Achse des Ovals ist dorsoventral gerichtet.

SOKOLOW hat an der Linse einen oberen bikonvexen Teil, der an der Innenseite keine Längsrinne (= Linsenrinne = Linsenfurche) hat, und einen unteren Teil, der eine schwächer verdickte Cuticula, aber eine gut entwickelte Längsrinne besitzt, unterschieden. SOKOLOW kritisiert DOHRN und behauptet, dass dieser nicht ganz recht hatte, wenn er meinte, dass die Wand des Augenhügels "rund um den Augenhügel in derselben Krümmung verläuft" und "an den Stellen der Linsenverdickung nicht konvexer ist", denn SOKOLOW betont, "eine stärkere äussere Vorwölbung der Cuticula an der Stelle der Linse ist immer wahrzunehmen". Ferner kritisiert SOKOLOW dieselbe Arbeit und schreibt: "DOHRN hat die Verhältnisse mehr oder weniger richtig verstanden, nur scheint er die Rinne über den ganzen Verlauf der Linse, nicht allein über ihre untere Hälfte sich erstrecken zu lassen".

SOKOLOW hat keine bestimmte Erklärung über die Linse als lichtbrechenden Apparat zur Hand, hält aber für wahrscheinlich, dass nur der obere, bikonvexe Teil als eigentliche Linse funktioniere. Für eine solche Annahme spricht, nach SOKOLOW, in erster Linie die Ausbildung des oberen Linsenteiles und dann die Anordnung der Retinazellen, "von denen die der unteren Augenhälfte immer nach oben, gegen den verdickten Teil der Linse gerichtet sind".

SOKOLOW hat auch die Schichtung der Linse beobachtet und abgebildet.

Dies ist das Wesentlichste über die Linse in SOKOLOWS Arbeit und SOKOLOW sagt von seiner Schilderung: "Der eben geschilderte Bau der Linse scheint bei den Pantopoden eine feste Regel zu sein, wenigstens habe ich ihn bei allen untersuchten Arten vorgefunden. Nur selten ist die Linse schwach entwickelt."

Ich habe an den von mir untersuchten Arten konstatiert, dass auch sie in der Hauptsache dieselbe ovale Linsenform haben, wie die welche SOKOLOW beschreibt, auch stimmt die Orientierung der Retinazellen unge-

fähr mit dem überein, was er beobachtet hat. Aber auch mir lagen wie DOHRN Arten vor, wo die oben erwähnte dorsoventrale Längsrinne an der Innenseite der Linse an der ganzen Linse entlang läuft und demnach auch durch die oberste, am stärksten entwickelte Partie derselben. Dies beweist, dass es nicht ein für alle Pantopodenaugen charakteristisches Merkmal ist, dass die Linse einen oberen bikonvexen Teil ohne Linsenrinne und einen unteren Teil mit Linsenrinne haben sollte.

Auch habe ich, ebenso wie DOHRN, aber im Gegensatz zu SOKOLOW (an mehreren Ex. sowohl von *Nymphon strömii* KR. und *N. grossipes-mixtum* KR.) gefunden, dass die Linse nicht immer irgendwelche Vorwölbung der Cuticula des Augenhügels nach aussen hervorzurufen braucht. Dass die Linse nach aussen durchaus nicht, oder nicht so markant konvexer ist als der sie umgebende Teil der Cuticula des Augenhügels, beruht wohl zum grossen Teil darauf, dass sie bei diesen Arten, schon dank der Wölbung des Augenhügels, eine hinreichend konvexe Aussen-seite erhalten hat. Dies, wie auch die Entwicklung der einzelnen Teile des Auges im übrigen, variiert indessen innerhalb einer und derselben Art. Die Längsrinne an der Innenseite der Linse wechselt an Tiefe und Breite teils bei verschiedenen Arten, teils bei verschiedenen Individuen derselben Art und endlich auch etwas in den einzelnen Teilen der Linse, indem sie nach oben und nach unten allmählich aufhört. Zuweilen kann sie so tief sein, wie ich dies z. B. an Exemplaren von *N. grossipes-mixtum* KR. gesehen habe (Taf. XIV, Fig. 36), dass von der Cuticulaschicht, ausserhalb des engsten, tiefsten Teiles der Rinne, nur eine einzige Schicht sie zu hindern scheint sich nach aussen zu öffnen, mitunter wiederum kann sie recht flach sein. Ist die Rinne tief, oder ist sie breit, so kann die Linse auf Querschnitten aussehen, als ob sie aus zwei gleichen Teilen bestände und es ist in solchen Fällen eine Sache des Geschmackes, ob man das Auge als mit einer oder mit zwei Linsen versehen ansehen will. Aber in vielen Fällen macht es den Eindruck als wäre es eine einzige Linsenverdickung, die an ihrer Innenseite entlang eine Rinne hat, und so dürfte es auch am richtigsten zu deuten sein, auch für solche Fälle, wo diese Rinne breit oder tief ist, denn die Retinazellen sind unabhängig von dem bilateralen Bau der Innenseite der Linse orientiert, und die Spitzen der Retinazellen sind gegen die Mittellinie des Augeninneren neben einander gesammelt, ihre Basen aber breiten sich regelmässig, fächerförmig nach auswärts aus (siehe Textfig. 31 und Taf. XV, Fig. 40—X).

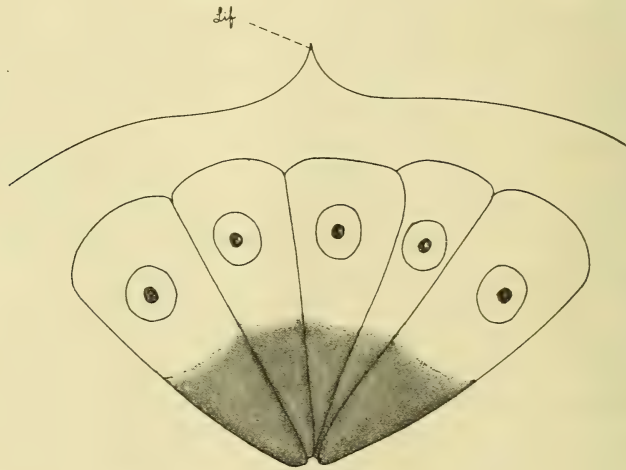
### Die Hypodermis.

Die Hypodermiszellen und ihr Verhältnis zu einander und zu den übrigen Teilen des Auges sind von ganz besonders grossem Interesse, worüber mehr weiter unten.



Eine gelungene Querschnittserie durch einen entpigmentierten Augenhügel von *N. grossipes-mixtum* Kr. hat mir nicht nur ein sehr deutliches Bild von den Membranen des Auges gewährt, sondern mir auch gestattet, die Hypodermis zu verfolgen und zu konstatieren, was zu derselben gehört und in welchem Masse man annehmen kann, dass sie bei der Bildung des dioptrischen Apparats und der Membrane des Auges mitwirkt.

SOKOLOW meint, dass die Hypodermis bei den Pantopoden nur die Aufgabe habe die Linse zu bilden, dass aber keine Rede davon sein könne, dass sie eine Art Glaskörper bilde, der mit demjenigen der Arachnoiden verglichen werden könnte. Die Hypodermiszellen unter der Linse hat er meistens nicht von den anderen, gewöhnlichen Hypodermiszellen des



Textfig. 31.

*N. leptocheles* Sars. Querschnitt durch ein Seitenauge, die Orientierung der Retinazellen im Verhältnis zur Innenseite der Linse zeigend. Die Schattierung an den Spitzen der Retinazellen bezeichnet die Stäbchengebilde. *Lif* — Linsfurche.

Augenhügels abweichend gefunden, mit einziger Ausnahme von *Pycnogonum litorale*, wo sie stark entwickelt waren. Ebenso wie MORGAN hat auch SOKOLOW die Anordnung der an der Peripherie der Linse liegenden Hypodermiszellen beobachtet, aber die Konsequenzen aus dieser Kenntnis nicht richtig gezogen, wenigstens was z. B. die präretinale Membran anbelangt, von welcher er nicht erwähnt, dass sie in irgend einer Weise eine Öffnung unter der Linsenrinne habe. Die in der eigentlichen Linsenrinne befestigten Hypodermiszellen hat er ganz verkehrt aufgefasst und sie der Pigmentzellschicht zugeschrieben.

Nach folgendem Zitat aus SOKOLOWS Arbeit kann leicht ein Vergleich zwischen seinen und meinen Befunden gezogen werden.

SOKOLOW schreibt: "Bei den Arachnoiden sind die lentigenen Hypodermiszellen stark verändert. Ihr Plasma ist nur auf die Seitenwände und die Basis beschränkt, die ganze übrige Zelle dagegen von einem Secret ausgefüllt. Der Kern liegt im basalen Teil der Zelle. Infolge dieser Umgestaltung haben nun die Zellen stärkeres Lichtbrechungsvermögen erlangt und bilden alle insgesamt den sogenannten Glaskörper. Nichts dergleichen findet man bei den Pantopoden. Das Plasma ihrer Hypodermiszellen bleibt überall unverändert und ebenso behalten die Kerne ihre gewöhnliche Lage in der Mitte (Fig. 11) oder im distalen Ende der Zelle (Fig. 12). Deswegen ist schwerlich anzunehmen, dass die Hypodermiszellen in den Augen der Pantopoden irgendeine bedeutende Rolle beim Durchtritt des Lichts zum rezipierenden Teil spielen.

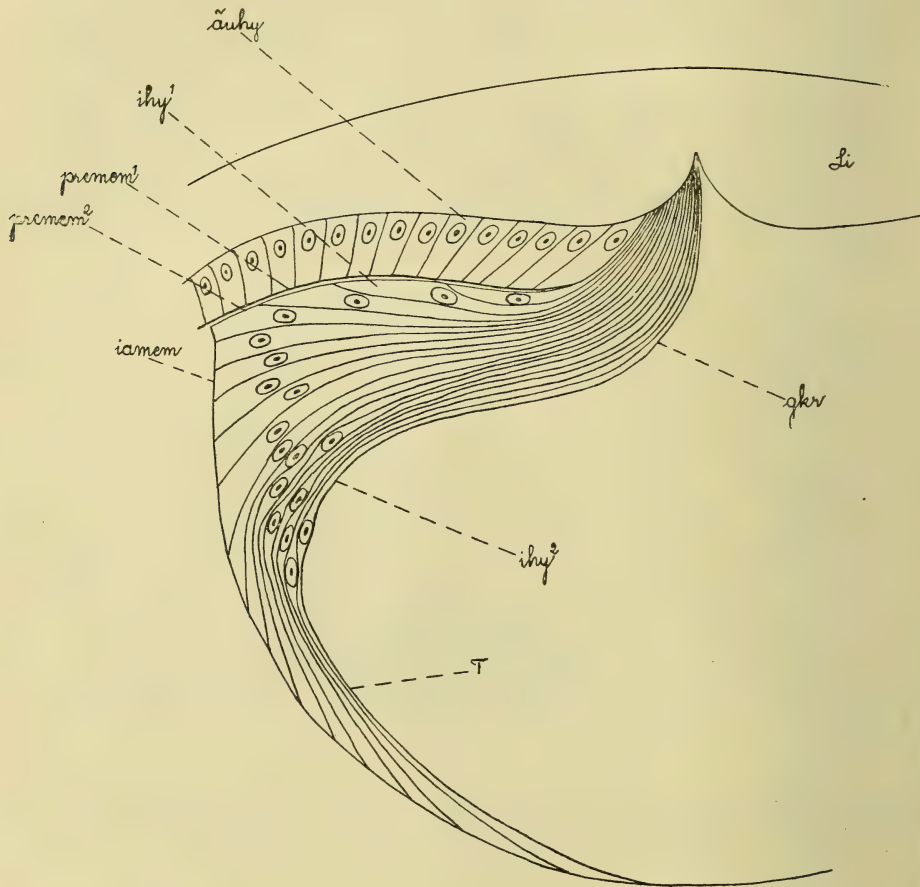
Da, wie wir nun wissen, die Pigmentzellen an die Linsenrinne angeheftet sind, so können die Hypodermiszellen nicht eine kontinuierlich zusammenhängende Schicht bilden, sondern werden in der Region der Rinne durch die distalen Pigmentzellenenden von einander geschieden.

Die präretinale Membran, wenn man sie hier überhaupt so nennen könnte, ist eine einfache Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis. Sie unterscheidet sich in keiner Beziehung von dieser und war immer nachzuweisen. Mir ist deswegen eine Auseinandersetzung MORGANS nicht ganz verständlich. An einer Stelle, wo die Rede von den lentigenen Hypodermiszellen ist, bemerkt er nämlich: 'The cells are much longer, have conspicuously large nuclei, and tapering away at their inner ends into fine processes which run out to the two sides of the eye' (S. 51). Sind damit nicht die Pigmentzellen (s. weiter unten), deren grössere Kerne und Disposition ungefähr mit dieser Beschreibung übereinstimmt, gemeint?"

Hierauf gehe ich zu meinen eigenen Beobachtungen über. Ich beschreibe die Verhältnisse so, wie ich sie bei *N. grossipes-mixtum* (Textfig. 32) sehr deutlich gesehen habe, und bemerke, dass ich an den übrigen Arten in der Hauptsache genau dasselbe wahrgenommen habe, obwohl die Einzelheiten variieren können.

Die Hypodermiszellen des Augenhügels enthalten an den von mir untersuchten Arten stets mehr oder weniger Pigment (Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 44; Taf. XVI, Fig. 47), das vielleicht in der Nähe der Linsen der Augen etwas reichlicher, aber hier niemals so dicht angehäuft ist, dass man überhaupt von einem "irisartigen" Ring hätte sprechen können. Unter der Peripherie der Linse nehmen die Hypodermiszellen bald eine etwas andere Form an, indem sie allmählich höher werden, um bei der Linsenrinne allmählich noch mehr an Höhe zuzunehmen. Gleichzeitig erfolgt auch eine Veränderung in der Richtung der Längsachse der Zellen, denn die proximalen Zellteile reichen nicht ebenso weit unter die Mitte der Linse hinein, wie die distalen, und die

Zellen erhalten eine immer schrägere Stellung, je näher der Linsenrinne sie gelegen sind. Die auf der einen Seite der Linse befindlichen distalen Enden dieser eben beschriebenen Hypodermiszellen (*äuh<sub>y</sub>*, Textfig. 32, 38; Taf. XIV, Fig. 36) liegen relativ nahe den distalen Enden der



Textfig. 32.

Nymphon grossipes-mixtum Kr. Querschnitt durch ein Seitenauge, die verschiedenen Hypodermiszellen zeigend. *Li* — Linse; *äuh<sub>y</sub>* — die äusseren Hypodermiszellen, die den grösseren Teil der Linse absondern, und deren Basalmembran die äussere Lamelle der präretinalen Membran — *premem<sup>1</sup>* — bildet; *ih<sub>y</sub><sup>1</sup>* — die inneren Hypodermiszellen, deren Basalmembran die innere Lamelle der präretinalen Membran — *premem<sup>2</sup>* — bildet; *ih<sub>y</sub><sup>2</sup>* — die beiden tapetum- und glaskörperbildenden inneren Hypodermiszellen, deren Basalmembran die innere Augenmembran — *iamem* — ist; *gkr* — Glaskörper; *T* — Tapetum.

entsprechenden Zellen, auf der anderen Seite der Linse, während die Proximalteile weit von einander divergieren. Die Zellkerne nehmen ein wenig an Grösse zu und zwar je näher der Linsenrinne sie gelegen sind, wo sie natürlich dieselbe schräge Stellung annehmen, wie die Zellen. In den eben erwähnten Zellen liegen die Kerne in den distalen Zell-



teilen, die breiter und an Protoplasma reicher sind, als die proximalen (= basalen) Zellteile. Die Basen der Zellen sondern eine Basalmembran, die äussere Lamelle der präretinalen Membran, ab, die sich von beiden Seiten des Auges so weit nach der Mitte des Auges hinein erstreckt, dass nur etwa das mittlere Drittel des Auges von derselben frei ist. Diese präretinale Membranlamelle ist eine direkte Fortsetzung der Basalmembran der ringsum die Augen befindlichen Hypodermiszellen des Augenhügels. Die präretinale Membran hat also in der Mitte eine Öffnung (Textfig. 32, 38).

Die auf die oben erwähnten zunächst folgenden, inneren Hypodermiszellen (*ihy*<sup>1</sup>, Textfig. 32, 33, 38), deren distale Enden sich aussen an den Seiten der Linsenrinne befinden, zeigen einen Übergang zwischen den eben beschriebenen und den folgenden Hypodermiszellen. Zur Bezeichnung *ihy*<sup>1</sup> und *ihy*<sup>2</sup> vgl. die Erklärung unter Textfig. 32. Die Kerne sind etwas grösser und liegen der Mitte der Zellen und schliesslich ihren Basen immer näher, und die Basen sind nach aussen zurückgebogen und mehrfach breiter, als die distalen Enden. Es erfolgt also hier eine Umbiegung der inneren Ränder der präretinalen Membran, und die Membran wird dadurch doppelt.

Die innersten, höchsten Hypodermiszellen (*ihy*<sup>2</sup>, Textfig. 32, 33, 38; Taf. XIII, Fig. 30; Taf. XV, Fig. 38 — *hyi*), deren distale Enden sich in den innersten Teilen der Linsenrinne befinden, biegen sich proximalwärts um den inneren Teil des Auges herum und bilden so eine Schicht ringsum die Seiten und den Boden der Retina (d. h. der Partie, die durch die Stäbchen gebildet wird). Nach aussen sondert diese Hypodermiszellschicht eine Basalmembran, die innere Augenmembran, ab, die, wie aus dem vorhergehenden hervorgeht, eine Fortsetzung der inneren Lamelle der präretinalen Membran bildet, welche ihrerseits eine direkte Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis ist. Die Kerne der ersten dieser Zellen liegen nahe den basalen Teilen, um sich bei den folgenden Zellen der Zellmitte immer mehr zu nähern; denn sämtliche der fraglichen Hypodermiszellen haben ihre Zellkerne so angeordnet, dass dieselben einen Seitengürtel ringsum die Retina bilden, während vor und hinter der Retina keine Kerne liegen (Textfig. 32; Taf. XV, Fig. 38). Die basalen Teile der Zellen sind annähernd dreieckig und mehrfach breiter als die distalen, fadenförmigen Teile. Die vor der Retina liegenden, kernlosen distalen Zellteile (Taf. XIV, Fig. 36) sind nach meiner Ansicht ein wesentlicher Teil des lichtbrechenden Apparates des Auges und bilden den Glaskörper (*gkr*, Textfig. 32, 38; Taf. XV, Fig. 38, *Glkr*). Die hinteren, gleichfalls kernlosen, proximalen Zellteile bilden die sogenannte Tapetumschicht (*T*, Textfig. 32, 38; Taf. XV, Fig. 39; Taf. XVI, Fig. 46). Die Funktion des Glaskörpers ist vielleicht darin zu suchen, dass derselbe die beiden Linsenhälften zu einem einheitlichen lichtbrechenden Apparat vereinigt, und dadurch die Wirkung der zweigeteilten Form der Linse aufhebt oder ihr wenigstens entgegenwirkt.

Meine Auffassung basiert hierbei auf der von der Zweiteilung der Linse anscheinend ganz unabhängigen Orientierung der Retinazellen.

Die Linsenrinne scheint mir dadurch hervorgerufen zu sein, dass die Hypodermiszellen mit schmaler werdenden Distalenden nicht dieselbe cuticulaerzeugende Fähigkeit besitzen, wie die dickeren Zellen der Hypodermis.

### Die Retina.

Über die Retina habe ich nur wenig zu dem, was SOKOLOW u. a. schon berichtet haben hinzuzufügen und nichts über die feinsten Zellstrukturen, welche hier für meine Aufgabe von keiner Bedeutung gewesen sind. Es dürfte am richtigsten sein, die Retinazellen dorsoventral abgeplattet zu nennen, anstatt sie als polygonal zu bezeichnen. Dies ergibt sich, wenn man Figuren von Querschnitten mit denjenigen von Längsschnitten vergleicht (Taf. XIII, Fig. 30; Taf. XIV, Fig. 40 und Fig. 37, 39).

SOKOLOW berichtet über Form und Lage der Retinazellen im Verhältnis zu einander und zum ganzen Auge. Er meint, dass man die Retina in drei Schichten aufteilen könne; die innerste, die durch die Stäbchen gebildet werde, die mittlere, wo die Zellkerne liegen, und die distale, zum dioptrischen Apparat gehörende Vacuolenschicht. Ein berechtigter Grund zu einer solchen Aufteilung ist oft scheinbar vorhanden, auch an manchen der Arten, welche ich untersucht habe, aber bei anderen derselben kann man überhaupt nicht von einer Vacuolenschicht reden. SOKOLOW hält die Vacuolenschicht für konstant und schreibt darüber und über ihre Bedeutung: "Da ich die Vacuole bei den meisten Pantopodenarten gefunden habe, so mag der Zweifel MORGANS, ob es vielleicht Kunstprodukte wären, gänzlich zerstreut erscheinen und die Vacuolenschicht muss somit als ein charakteristischer Bestandteil des Pantopodenauges angesehen werden.

Die konstante Vacuolenschicht muss natürlich irgend eine wichtige Bedeutung haben. Der Wahrheit am nächsten scheint mir folgende Deutung zu sein. Wenn man bedenkt, dass ein echter, d. h. aus der Hypodermis hervorgegangener Glaskörper — ein sonst wichtiger dioptrischer Teil des Sehapparates — den Pantopoden vollkommen fehlt, denn die Hypodermiszellen unter der Linse sind fast gar nicht umgestaltet, so liegt die Vermutung nahe, dass die ganze Vacuolenschicht solch einen Glaskörper gewissermassen ersetzt und zusammen mit der Linse die Funktion des dioptrischen Apparates übernommen hat."

Da ich indessen einen von Hypodermiszellen gebildeten Glaskörper, aber nicht immer Vacuolen in den distalen Teilen der Retinazellen gefunden habe, so muss ich die Richtigkeit der Deutung SOKOLOWS von der

sog. Vacuolenschicht der Retinazellen bezweifeln. Die Vacuolenschicht ist sicherlich, wie schon MORGAN vermutete, nur ein Kunstprodukt, wie es bei der Fixierung leicht entsteht. Auch habe ich an bei verschiedenen Gelegenheiten fixierten und in etwas verschiedener Weise behandelten Exemplaren von *Nymphon grossipes-mixtum* gefunden, dass die Retinazellen die bewussten Vacuolen haben oder dass ihnen diese völlig fehlen können, obgleich die Augen sich im übrigen in den verschiedenen Fällen als gleich gut ausgebildet erwiesen. Dass bei der Fixierung gewöhnlich in den grossen Retinazellen Vacuolenbildungen entstehen, beruht vermutlich auf der Schwierigkeit für die Fixierungsflüssigkeit die Augen rasch genug zu durchdringen.

SOKOLOW beschreibt sehr ausführlich die "Stäbchengebilde" (Alveolarsäume + Cuticularsäume) der Retinazellen und das Gitterwerk, das ein Querschnitt durch die Stäbchenschicht aufweist, und das auch auf meinen Photographien Taf. XIV, Fig. 33, 35; Taf. XVI, Fig. 46, 47 zu sehen ist.

SOKOLOW meint, dass die Retinazellen eine weniger regelmässige Anordnung haben, als z. B. die Retinazellen der Arachnoiden. Dem kann ich nicht beipflichten, und meine Photographien (siehe Taf. XIV, Fig. 34; Taf. XV, Fig. 37, 39, 40) zeigen, dass eine völlig regelmässige Anordnung derselben vorhanden ist, was auf zweckmässig geführten Schnitten leicht konstatiert werden kann.

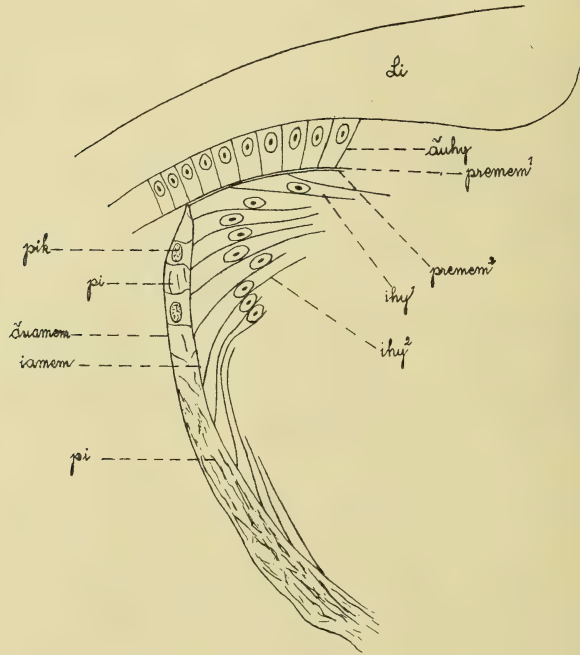
### Die Pigmentzellschicht.

SOKOLOW schreibt: "Von einer Pigmentschicht sprechen alle Autoren, welche sich mit den Pantopodenaugen beschäftigt haben, aber keiner von ihnen hat eine deutliche Vorstellung ihres Baues erlangt". Dies trifft freilich zu, aber obschon SOKOLOW weit mehr vom Pantopodenauge beobachtet hat, als frühere Forscher, so hat doch auch er sich hier geirrt und die glaskörper- und tapetumbildenden Hypodermiszellen mit den Pigmentzellen verwechselt, und ebensowenig wie einem seiner Vorgänger ist es SOKOLOW gelungen über die wirkliche Pigmentschicht ins klare zu kommen. Was SOKOLOW als die Pigmentzellschicht beschreibt und als eine einzige Zellschicht auffasst besteht indessen sowohl aus den ebenerwähnten Hypodermiszellen als auch den Pigmentzellen. Diese hielt SOKOLOW für die kernfreien basalen Teile der Pigmentzellschicht (SOKOLOW), die einzigen Pigment enthaltenden Teile der Zellschicht. Wäre es SOKOLOW gelungen gute Schnitte durch völlig entpigmentierte Augen zu erhalten, so hätte er sicher die innere Augenmembran wahrnehmen können, in welchem Falle er alsbald eingesehen haben würde, dass diese seine Auffassung von der Pigmentschicht falsch sein musste.



Dass SOKOLOW die Kerne der Pigmentzellen nicht wahrgenommen und daher MORGANS Beobachtungen betreffs derselben bezweifelt hat, ist nicht zu verwundern, da diese Kerne seltener sind und vermutlich zum Teil degeneriert waren. Die von SOKOLOW beschriebenen und auch von mir gesehenen pigmentfreien Flecke in der Pigmentschicht dürften möglicherweise Stellen derartiger degenerierter Pigmentzellkerne markieren können. MORGAN hat Pigmentzellkerne undeutlich abgebildet.

Wie ist nun diese strittige Pigmentschicht aufzufassen?



Textfig. 33.

Nymphon grossipes-mixtum Kr. Querschnitt durch ein Seitenauge, den vorderen Teil der Pigmentschicht zeigend. *pi* — Pigmentschicht; *pik* — Pigmentzellkern; *äußmem* — äußere Augenmembran. Die übrigen Bezeichnungen wie in der vorhergehenden Textfigur.

Offenbar ist es von Anfang eine einzige einfache Zellschicht gewesen, welche den ganzen inneren Teil des Auges bis zur Hypodermis hinauf umgeben hat. Auf Schnitten durch entpigmentierte Augen kann man in den der Hypodermis zunächst befindlichen Teilen (Taf. XV, Fig. 38) die zelluläre Struktur noch ganz deutlich sehen, aber die Zellgrenzen verschwinden bald vollständig und die ganze Schicht bildet ein faseriges Syncytium mit zerstreuten Kernen, die, im Gegensatz zu den übrigen im Auge vorkommenden Kernen, keinen deutlichen Nucleolus haben (Textfig. 33).

Wie bereits durch HOEK bekannt ist, ist das Auge nach innen durch eine Membran begrenzt. Diese Membran ist sehr deutlich und in den

der Hypodermis zunächst liegenden Teilen glatt, wird aber weiter nach innen unregelmässiger, um beim "Raphe" (MORGAN) ganz unregelmässig zu werden, weil das pigmentierte Syncytium hier zum Teil längs den durchbrechenden Opticusästen hinunter gepresst worden ist (*äuamem* — Taf. XV, Fig. 38, 39; Textfig. 33). Diese Membran, welche ich die äussere Augenmembran (= die innere Augenmembran früherer Verfasser) nenne, weil sie die äussere Begrenzung des Auges nach innen bildet, ist offenbar die Basalmembran der Pigmentzellen.

An Schnitten durch gut entpigmentierte Augen kann man die äussere und die innere Augenmembran deutlich unterscheiden, was auch aus meinen Mikrophotographien ersichtlich ist. An nicht gründlich, oder überhaupt nicht entpigmentierten Augen sieht es indessen aus, als ob die der Retina zugekehrte Seite der Pigmentzellschicht sich direkt in die langen, tapetumbildenden Zellausläufer fortsetzte. Auf solchem Wege ist wohl SOKOLOWS irrtümliche Auffassung von dieser Zellschicht entstanden.

### Die "seitlichen Sinnesorgane" (DOHRN).

DOHRN (1881) entdeckte, dass sich auf jeder Seite des Augenhügels, mitten zwischen den beiden Augen, ein Organ befinde, von welchem er vermutete, dass man möglicherweise an eine Art Gehörorgan denken könnte. DOHRN glaubte nämlich zu sehen, dass ein Nerv vom Supraoesophagealganglion in dieses Organ einmünde und dass die Cuticula ausserhalb des Organs verdünnt und "wie eine Art Trommelfell" gespannt sei. DOHRN meinte, es könne sich nicht um eine Drüse handeln, weil jeglicher Ausführungsgang fehle.

HOEK (1881) und MORGAN (1891) haben das fragliche Gebilde nicht beobachtet, obgleich sie ja beide die Augen studiert haben.

LOMAN (1907) stellt die Hypothese auf, es sei ein Exkretionsorgan, das einen Stoff absondere, der das Festsetzen fremder Organismen an den Augen verhindern sollte.

DOGIEL (1913) vermutet, es sei denkbar, dass diese Organe den Ventralorganen des Ganglions des ersten Extremitätenpaares entsprechen.

SOKOLOW hat die Organe an sämtlichen von ihm untersuchten Pantopoden mit Ausnahme von *Pycnogonum litorale* beobachtet. Er findet, dass ihr Äusseres mit DOHRNS Beschreibung übereinstimme, und schildert sie folgendermassen: "An Längsschnitten durch ein Organ sieht man eine Masse von Zellen, welche eine starke Ausbuchtung in der Cuticula von innen ausfüllen (Fig. 33). Die Zellen sind stark vacuolisiert und gehen an der Peripherie in die Hypodermis über. Einen Nervenzutritt, wie ihn DOHRN beschreibt, konnte ich nicht finden.

Die Rolle dieser Organe bleibt mir, ebenso wie DOHRN, rätselhaft.

Wahrscheinlich haben wir es hier mit modifizierten Hautdrüsen zu tun, worauf hauptsächlich der vacuoläre Bau der Zellen hinweist. Der Mangel eines Ausführungsganges stellt dieser Erklärung jedoch gewisse Hindernisse in den Weg. Dass sie aber die Bedeutung von Ganglien haben lässt sich wohl schwerlich annehmen. LOMAN nennt sie "Sinneswerkzeuge" oder "Drüsen".

Nach vielen misslungenen Versuchen erhielt ich schliesslich eine recht gute Querschnitt- und eine Sagittalschnittserie durch das vorerwähnte Organ. Und, wenn auch die Zellgewebe hier am höchsten Gipfel des Augenhügels nicht ganz so gut fixiert sind, wie die basaleren Teile derselben, zeigen diese Schnittserien gleichwohl unzweideutig, was dieses Organ eigentlich ist. Es ist nämlich ein mehr oder weniger rudimentäres Auge, offenbar ursprünglich vom selben Bau, wie die zuvor bekannten.

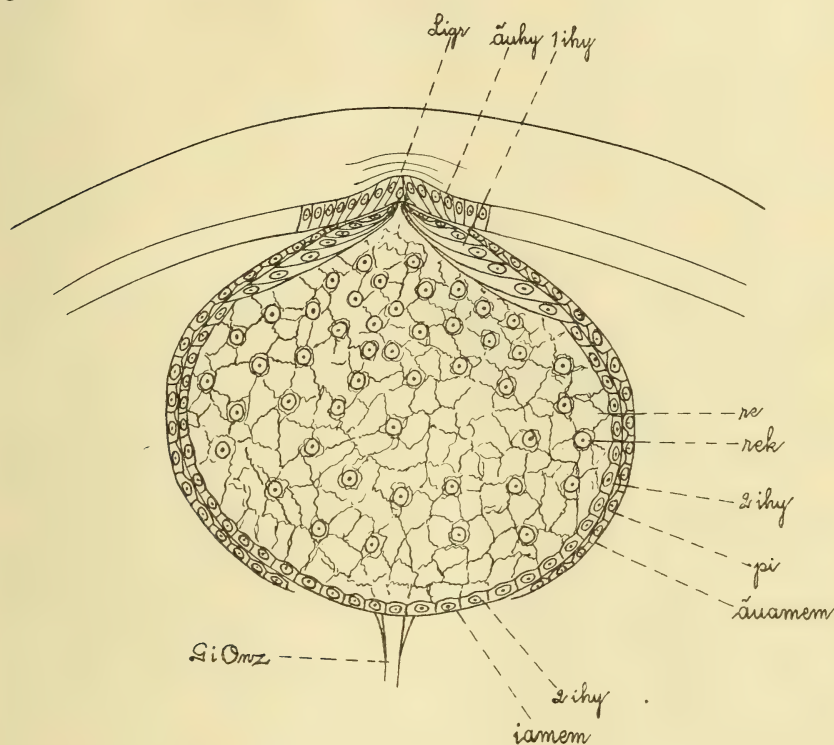
Auf den ersten Blick würde man wohl kaum glauben, dass das Organ sich nach einer eingehenden Untersuchung als ein Auge ausweisen würde. Was mich veranlasste zu vermuten, dass es ein solches sei, waren zunächst die Querschnitte und folgende von HOEK (1881) gegebene, kurze Beschreibung der Seitenaugen von *Boreonymphon robustum*, welche rudimentär sind: "As to the structure of those eyes which may be called rudimentary, they often have a distinct lens — a rounded spot marked by its brightness; they are quite destitute of pigment, and, as I learned from a section of the oculiferous tubercle of *Nymphon robustum*, BELL, the small eye has no retina, and is filled up with a mass of detached connective tissue".

Da auch die Hypodermiszellen am Gipfel des Augenhügels Pigment enthalten (Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 44; Taf. XVI, Fig. 46, 47), machte ich, um deutliche anatomische Bilder zu erhalten, eine Schnittserie durch einen entpigmentierten Augenhügel von *Nymphon grossipemixtum* KR. Die Dicke der Schnitte beträgt 4,5  $\mu$ .

Es stellte sich hierbei heraus, dass das von DOHRN entdeckte "Seitensinnesorgan" aus einer nahezu runden Zellblase bestand (Textfig. 34; Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 41—44; Taf. XVI, Fig. 46, 47), die im innern von grösseren, stark vacuolisierten Zellen mit grossen runden, einen deutlichen Nucleolus bergenden Kernen ausgefüllt war. Dieser Zellhaufen war ganz von einer Zellschicht umgeben, bestehend aus etwas abgeplatteten Zellen von typisch epithelialem Charakter, die nach aussen eine Membran abgesondert hatten, welche ausgenommen an dem der Mitte des Augenhügels zugekehrten Teil deutlich war. Ausserhalb dieser Zellschicht wiederum befand sich noch eine, die auf ungefähr zwei Dritteln der Peripherie die vorhergehende umgab, aber auf dem übrigen, der Mitte des Augenhügels zugekehrten Drittel völlig aufgelöst zu sein schien. Die Zellen dieser zweiten Zellschicht hatten dasselbe Aussehen, wie die oben erwähnten und sonderten, ebenso wie jene, nach aussen eine Membran ab.



Auf ein paar anderen Schnitten fand ich (siehe Taf. XV, Fig. 41, 42 und Textfig. 35), dass diese Zellblase mit der Hypodermis in intimer Verbindung stand. An diesen Schnitten gelang es mir denn auch zu konstatieren, dass das "Seitensinnesorgan" ein Auge ist, denn hier waren, obwohl in anderem Massstab und anderer Entwicklung, genau dieselben Verhältnisse wiederzufinden, wie in den zuvor bekannten Augen.



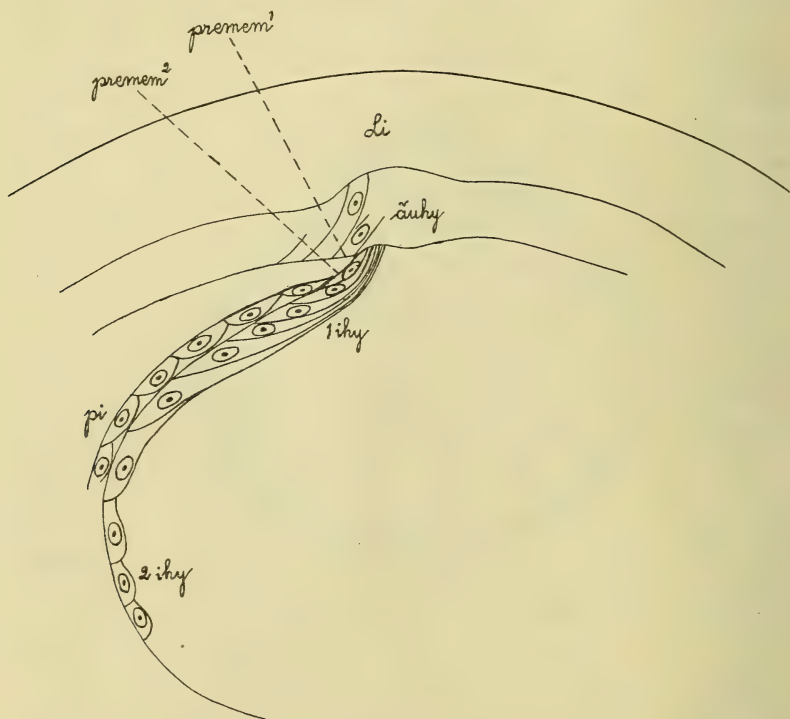
Textfig. 34.

*N. grossipes-mixtum*. Nahezu medianer Schnitt durch ein Gipfelaug; Übersichtsbild. *Ligr* — Linsengrube; *äuhv* — äussere Hypodermiszellen; *1 ihv* — glaskörperbildende innere Hypodermiszellen; *2 ihv* — innere Hypodermiszellen, welche das Tapetum bilden, aber keine verlängerte und glaskörperbildende distale Teile haben; *re* — Retina; *rek* — Retinazellkerne; *pi* — Pigmentschicht; *äuamem*, *iamem* — äussere resp. innere Augenmembran;

*Gi Onz* — Sehnervenzweig des Gipfelauges.

Ausserhalb des Kontaktes des Zellbläschens mit der Hypodermis — dieser Kontakt erfolgt hier auf einem sehr kleinen Gebiet (siehe Taf. XI, Fig. 41, 42) — befindet sich eine grubenförmige Einsenkung in der Cuticula, deren Schichten ausserhalb der Grube dieselbe leichte Auswärtsbeugung zeigen, wie die Cuticulaschichten ausserhalb der Längsrinne der zuvor beschriebenen Augen. Die Hypodermiszellen (Textfig. 34, 35) unter dieser Grube — Linsengrube nenne ich sie weil sie der Längsrinne der zweiten Augen entspricht, obgleich sich hier keine be-

sondere Linse abgesetzt findet, die Cuticula aber andererseits auch nicht verdünnt ist, was DOHRN vermutete — sind etwas höher und ihre Kerne sind der Mitte und der Basis näher gerückt. Dagegen bildet die Hypodermis hier eine zusammenhängende Schicht, in deren Mitte sich jedoch ein deutlicher Kontakt mit der darunter liegenden Zellschicht — der inneren Hypodermissschicht, d. h. der inneren der zwei Zellschichten, welche die Begrenzung der Augenblase bilden (Taf. XV, Fig. 43) und die bei den zweiten Augen sowohl Glaskörper als Tapetum bildeten —



Textfig. 35.

*N. grossipes-mixtum*. Schnitt durch ein Gipfelauge, hauptsächlich den Glaskörper und die Pigmentschicht zeigend. Die Lamellen der präretinalen Membran sind auf dem Schnitt auseinandergebogen. *premem¹*, *premem²* — äussere, resp. innere Lamelle der präretinalen Membran. Die übrigen Bezeichnungen siehe Textfig. 34.

befindet. Hier sind indessen nur wenige von den Zellen der inneren Hypodermissschicht umgebildet, im übrigen haben sie ihren epithelialen Charakter völlig beibehalten, obgleich die Zellen platter als die Hypodermiszellen des Augenhügels sind.

Die Hypodermis hat eine Basalmembran, ebenso die innere Hypodermissschicht. Dies hat zur Folge, dass sich beim Kontakt zwischen den beiden Schichten (siehe Textfig. 34 und 35) eine doppelte Membran, die doppelte präretinale Membran, bildet, die hier eine sehr kleine Ober-

fläche hat und deren äusserer Lamelle eine Öffnung in der Mitte fehlt, weil die äussere Hypodermissschicht zusammenhängend ist. Die Öffnung der inneren Lamelle ist klein und rund. — Der Retina entsprechen die schon von DOHRN als Ganglienzellen beschriebenen, grossen, vacuolisierten, mit grossen Kernen versehenen Zellen, welche die innerste und grösste Partie der Blase bilden. — Die seitliche Fortsetzung der Membran der inneren Hypodermissschicht wird auch hier zur inneren Augenmembran (Taf. XVI, Fig. 46; Textfig. 34, 35). Die Zellen der inneren Hypodermissschicht haben den Kontakt mit der Linse eingebüsst, und der ursprüngliche Hypodermiszellencharakter ist nahezu beibehalten, nur die der Linsengrube zunächst gelegenen Zellen bilden einen kleinen Glaskörper aus. Die glaskörperbildenden Zellteile heften sich an das Zentrum der präretinalen Membran an, also da wo dieser nur aus der äusseren Lamelle besteht (Textfig. 34 und 35).

Die die innere Hypodermissschicht umgebende zweite innerste, epitheliale Schicht des Auges (Textfig. 34, 35; Taf. XV, Fig. 43) entspricht der Pigmentschicht der Seitenaugen. Auch die Zellen dieser Schicht haben mehr ein ursprüngliches Epithelzellenaussehen beibehalten, obwohl die Zellgrenzen auch hier nach innen verwischt sind. Die Kerne der Pigmentzellen sind mit deutlichem Nucleolus versehen. Die von dieser Schicht abgesonderte basale Membran ist die äussere Augenmembran (Taf. XVI, Fig. 46).

Ebenso wie die andern Augen, wie SOKOLOW schreibt, "innen von der Lymphflüssigkeit umspült" werden, so verhält es sich auch hier (siehe Taf. XV, Fig. 32; Taf. XVI, Fig. 46, 47).

Die Sagittalschnitte, mit 4,5  $\mu$  Schnittdicke, stammen aus nicht entpigmentiertem Material von Nymphen strömii KR., wo dieses dritte Augenpaar recht gut entwickelt ist. Auf den Photographien (Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 44; Taf. XVI, Fig. 46, 47) sieht man teils die beiden Augenmembrane, teils auch die Innervation und den Pigmentbecher. Was den Pigmentbecher anbelangt, so enthält hier auch die innere Hypodermissschicht etwas Pigment, obgleich das Pigment meistens an den distalen Enden der Pigmentzellen vorkommt.

Wie aus der Faltenbildung an der Hypodermis hervorgeht, sind die Sagittalschnitte von einem Exemplar, das gerade im Begriff stand die Haut zu wechseln. Dies bewirkt unter anderem, dass die äussere Augenmembran aussieht als wäre sie doppelt, weil eine Hypodermispartie mit ihrer Basalmembran zum Teil hart an derselben zu liegen gekommen ist.



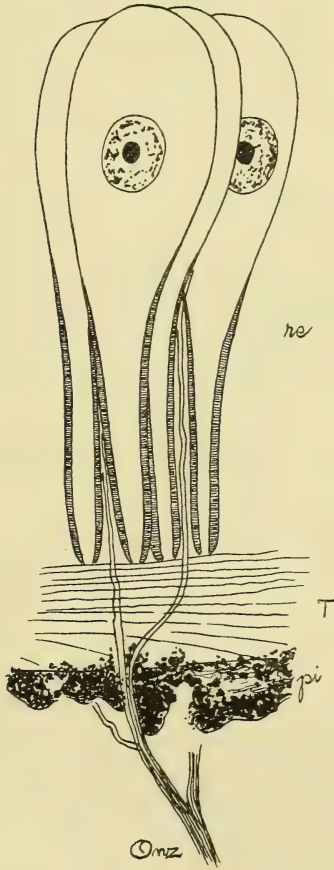
### Die Innervation.

(Textfig. 36—38; Taf. XIV, Fig. 31, 32, 35; Taf. XV, Fig. 44; Taf. XVI, Fig. 47.)

SOKOLOW schildert ausführlich seine eigenen Beobachtungen und diejenigen seiner Vorgänger über die Innervation. Ich kann diese seine Schilderung mit meinen Untersuchungsergebnissen komplettieren und in einigen sehr wichtigen Fällen berichtigen.

Die Nervi optici habe ich an den Nymphenarten, *N. grossipes-mixtum* KR. und *N. strömii* KR. studiert. Wie bekannt geht von jeder Seite des Gehirns je ein Nervus opticus aus, der die Augen der resp. Seite innerviert. DOHRN hat ein besonderes Ganglion, welches vor der Stelle liegt, wo der Opticus sich in zwei Äste teilt, von denen je einer nach dem vorderen und hinteren Auge derselben Seite geht, beschrieben. Dieses Ganglion hat SOKOLOW nicht wiedergefunden und vermutet daher, dass es nur ganz wenigen Arten zukomme. Dies kann sehr wohl möglich sein, indessen habe ich mich, an dem auch von SOKOLOW untersuchten *N. strömii* KR., davon überzeugt, dass der Nervus opticus an der Gabelungsstelle deutlich verdickt und reichlich mit Ganglienzellen bekleidet ist (siehe Taf. XIV, Fig. 31) und vermute daher, dass es diese Bildung ist, auf welche DOHRN es abgesehen hatte.

Immerhin das bemerkenswerteste ist nicht dies, sondern, dass ich bei *N. strömii* konstatiert habe, dass es sich bei dieser Art, wenigstens an den von mir untersuchten Exemplaren, nicht nur um eine Gabelung des Nervus opticus in zwei Äste handelt. Von der eben erwähnten Gabelungsstelle gehen nämlich 3 Nerven aus; und zwar 2 stärkere Nerven nach dem vorderen und hinteren Auge der betreffenden Seite, und ein, wenngleich schwächerer, doch völlig deutlicher und leicht zu verfolgender Nerv



Textfig. 36.

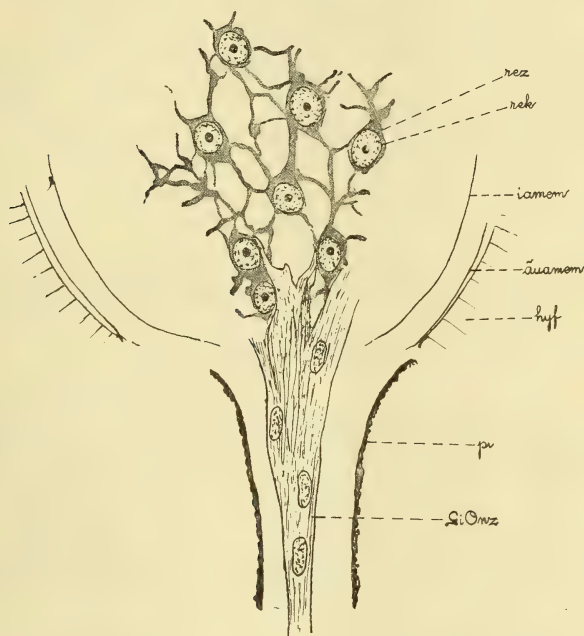
Detail von einem Längsschnitt durch ein Seitenauge, die Innervation der Retinazellen zeigend. *re* — Retina; *T* — Tapetum; *pi* — Pigmentschicht; *Onz* — Opticuszweig, von welchem man zwei Nervenfaserpaaire ausgehen und Pigmentschicht und Tapetum durchdringen sieht, um darauf in die Retina hinein zwischen die Stäbchengebilde der Retinazellen zu ziehen.

nach dem kleinen, nach oben, zwischen den grossen, gelegenen Auge (siehe Taf. XIV, Fig. 32 und 34; Taf. XV, Fig. 44).

Alle drei Augen empfangen ihre Nerven von einem und demselben Paar sehr grossen Seitenloben im Gehirn.

Weitere Beiträge zur Innervation der zuvor bekannten Augen.

Die weitere Verzweigung der grösseren Opticusäste ist schon früher z. B. durch MORGAN und SOKOLOW so gut bekannt und beschrieben, dass ich nichts besonderes hinzuzufügen brauche. Die Photographie (Taf. XV,



Textfig. 37.

Die Innervation des Gipfelauges. *rez* — Retinazelle; *rek* — Retinazellkern; *Gi Onz* — der mittlere, nach dem Gipfelauge ziehende der drei Äste des Sehnerven; *äüamem*, *iamem* — äussere, resp. innere Augenmembran; *hgf* — Hypodermisfalte von der Hypodermis des Augenhügels; *pi* — dem Seitenauge angehörende Pigmentschicht.

Fig. 39) gewährt eine recht gute Vorstellung davon, wie diese Verzweigung auf Schnitten aussehen kann. Aber was die Innervation der Retinazellen anbelangt, muss ich gegen Sokolows Auffassung, dass die Nervenfasern in die Spitze der Retinazellen — als solche bezeichne ich den schmalen, rhabdomversehenen Teil einer Retinazelle — eintreten, bestimmt opponieren. Ich habe freilich die eigentlichen Kontaktpunkte zwischen den Nervenfasern und den Retinazellen nicht gesehen, aber ich habe gesehen, dass die kleinen feinen Nervenbündel des Opticus anscheinend meistens nur aus ganz wenigen Nervenfasern bestehen, zwischen

den Retinazellenspitzen eindringen und zwar zuweilen ganz deutlich diese von einander trennen (Textfig. 36, Taf. XV, Fig. 39).

Die eigentliche Innervation der Retinazellen erfolgt also nicht durch die Spitzen der Retinazellen, sondern in der Nähe des Kerns, am erweiterten Teil der Retinazelle, was ausdrücklich betont werden muss.

Die Innervation der rudimentären Augen — Gipfelaugen (Textfig. 37; Taf. XIV, Fig. 35; Taf. XV, Fig. 44).

Der nach dem Gipfelauge ziehende Nerv verzweigt sich erst dicht unter dem Auge, wo die Pigmentschicht aufgelöst ist. Die innere Augenmembran, die hier schwach ist, wird durchdrungen und die für einen degenerierten Nerven eines rudimentären Organs bei den Pantopoden charakteristischen, relativ kurzen und dicken Nervenästchen strahlen zwischen die vacuolisierten Retinazellen hinein — welche der Ausbildung von Stäbchen völlig entbehren — und der Kontakt zwischen Nerven und Retinazellen findet bei dem kerntragenden Teil der Retinazellen statt.

### Der Bau der von mir untersuchten Pantopodenaugen.

#### Zusammenfassung.

#### I. Der Bau der Seitenaugen (= der zuvor bekannten Augen).

1. Die *Linse* ist bilateral symmetrisch und an der Innenseite mit einer dorsoventral laufenden Rinne — der Längsrinne der Linse — versehen. Der obere, gewöhnlich bikonvexe Teil der Linse ist im allgemeinen stärker entwickelt, als der untere Teil, der oft mehr konvexplan, oder wenn er sehr schwach entwickelt ist, sogar konvex-konkav sein kann.

2. Die *Hypodermis*, gleichfalls von bilateralsymmetrischem Bau, besteht aus: a) gegen die Mitte der Linse zu mehr und mehr schräg gestellten, linsenbildenden Zellen, deren Basalmembran die äussere Lamelle der präretinalen Membran bildet; b) Zellen, deren basale Teile in der Weise nach aussen gebogen sind, dass die Basalmembran derselben dicht an der Basalmembran der letztgenannten Zellen zu liegen kommt und also die innere Lamelle der präretinalen Membran bildet. Diese Zellen sind auch, wenngleich in etwas geringerem Grade lentigen und bilden die Linse an den Rändern der Linsenrinne; c) einer ringsum die Retina liegenden schalenförmigen Zellschicht von sehr hohen, schwächer lentigen Zellen, deren Distalpartien den Linsenteil beiderseits der tiefsten Teile der Längsrinne absondern. Die Zellkerne liegen mehr oder weniger der Mitte der Zellen genähert. Die zwischen der Basalmembran und den Kernen befindlichen Zellteile bilden das Tapetum, die distalen Zellpartien bilden den Glaskörper. Die Basalmembran der Zellschicht



ist die innere Membran des Auges. — Die Zellkerne in *b* sind etwas grösser, als diejenigen in *a*, die in *c* sind etwas grösser, als die in *b*, sämtliche mit deutlichem Nucleolus. Die präretinale Membran hat in der Mitte eine ovale Öffnung.

2. Die *Retina* besteht aus im Verhältnis zu den übrigen sehr grossen Zellen, deren weiteste Teile dem Glaskörper zugekehrt sind, während die Spitzen mit den Stäbchen gegen das Tapetum gerichtet sind. Die grossen, gerundeten, mit deutlichem Nucleolus versehenen Kerne liegen gewöhnlich ungefähr in der Mitte der erweiterten Zellteile. Eine Vacuolenschicht in der Retina ist sicherlich nicht vorhanden.

Die Retinazellen empfangen die Nervenfasern des Opticus nicht durch ihre Spitzen, sondern der Kontakt mit den Nervenfasern befindet sich wahrscheinlich auf dem Niveau, wo die Zellkerne liegen.

4. Die *Pigmentschicht*, die innerste Zellschicht des Auges, welche das Auge schalenförmig umgibt, besteht aus einer ursprünglich einschichtigen Zelllage, deren Basalmembran die äussere Membran des Auges ist. Die Grenzen der Zellen werden schliesslich verwischt, wodurch eine Art Syncytium entsteht. Speziell ist dies gegen den am weitesten in den Augenhügel hinein liegenden Teil des Auges geschehen. Ein Teil der Kerne dürfte degeneriert sein, auch den übrigen fehlt ein deutlicher Nucleolus.

## II. Die Gipfelaugen.

1. Die *Linse*. Eine besondere Linsenverdickung der Cuticula kann nicht nachgewiesen werden, wohl aber eine der Linsenrinne der Seitenaugen entsprechende Grube — die Linsengrube.

2. Die *Hypodermis*. Unter der Linse eine zusammenhängende Hypodermiszellschicht, die unter der Linsengrube aus etwas höheren Zellen besteht und hier mit ihrer Basalmembran mit der Basalmembran der inneren Hypodermissschicht in Verbindung steht. Die beiden Basalmembranen bilden beim Kontakt die doppelte präretinale Membran, deren äusserer Lamelle eine zentrale Öffnung fehlt, deren innere Lamelle aber eine kleine runde Öffnung hat. Die Basalmembran der inneren Hypodermissschicht bildet — ausser dem Teil, der die innere Lamelle der präretinalen Membran darstellt — die innere Augenmembran. Die innere Hypodermissschicht, der eine direkte Verbindung mit der Linse fehlt, bildet einen kleinen Glaskörper, aber kein Tapetum von verlängerten Zellpartien; sie enthält etwas Pigment und umschliesst die Retina blasenförmig.

3. Die *Retina*. Die Retinazellen sind stark vacuolisiert und unregelmässig geformt, haben grosse, rundliche Kerne aber keine Stäbchen. Die degenerierten Opticusnervenenden stehen mit den Retinazellen in der Nähe ihrer Kerne in Kontakt.

4. Die *Pigmentschicht*. Sie enthält im Gipfelauge relativ wenig Pigment, bildet die innerste Schicht des Auges und behält in den äus-

seren Teilen ihre Zellgrenzen, ist aber nach innen, dem Opticus zunächst, nahezu völlig verwischt. Die Basalmembran der Pigmentschicht ist die äussere Augenmembran.

Die Gipfelaugen sind rückgebildete Augen aller Wahrscheinlichkeit nach im Prinzip gleich gebaut wie die Seitenaugen, und der nach einem Gipfelauge ziehende Nerv ist ein Zweig des anfänglich einfachen Sehnerven derselben Seite des Augenhügels, wo das Gipfelauge gelegen ist, und geht von demselben Lobus im Vorderhirn aus wie die Opticuszweige nach den Seitenaugen derselben Seite.

### Der Typus der Pantopodenaugen.

Da ich leider keine Gelegenheit gehabt habe, die ontogenetische Entwicklung der Augen zu untersuchen und daher einer vollständigen Unterlage entbehre, um die Frage, zu welchem Entwicklungstypus die Pantopodenaugen gehören, eingehend zu diskutieren, muss ich mich mit der Feststellung begnügen, welchem Typus das ausgebildete Auge angehört.

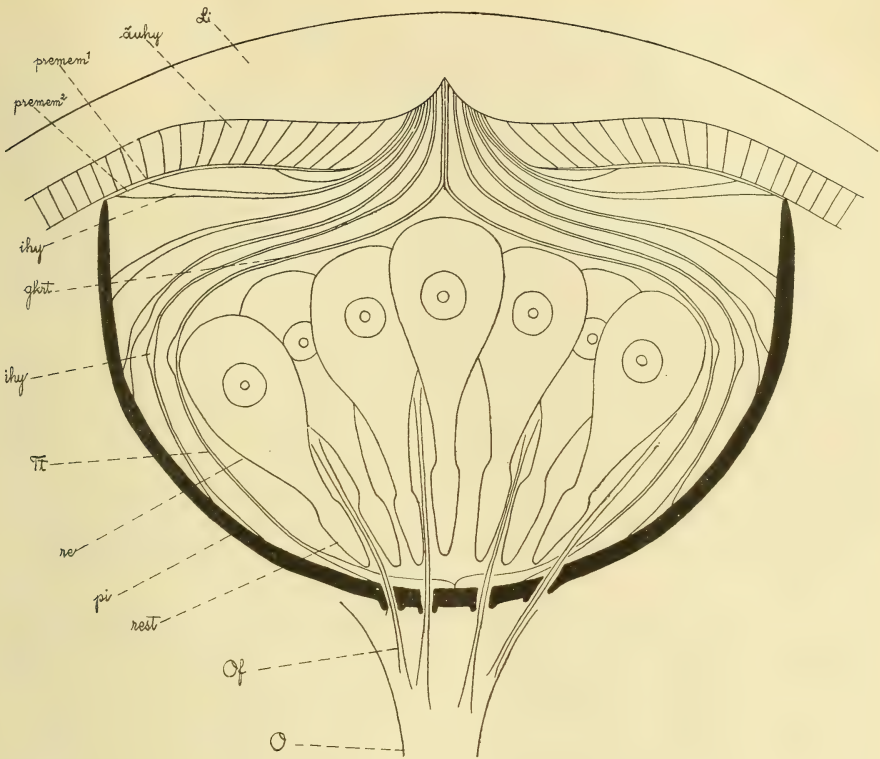
Das Pantopodenaue ist nach SOKOLOW als einschichtig und nicht invertiert anzusehen. Dass es indessen nicht einschichtig ist, dürfte mit aller wünschenswerten Deutlichkeit aus dem Gesagten hervorgehen, aber die Anzal der vorhandenen Schichten kann möglicherweise verschieden aufgefasst werden. Eigentlich muss man meines Erachtens annehmen, dass das Seitenauge dreischichtig ist und demnach, ausser der Linse, aus Hypodermis-, Retina- und Pigmentschicht besteht. Was das Seitenauge anbelangt, so betrachte ich also alle Hypodermiszellen des Auges, auch die glaskörper- und tapetumbildenden, als zu einer und derselben Zellschicht gehörend.

Bei der Entwicklung des Auges dürften dann die Hypodermiszellen mit ihren Basen zwischen die Pigmentzellen und die grossen Retinazellen hinunter gedrungen sein.

MORGAN kam, wie bereits erwähnt, bei seinen Untersuchungen zu dem Resultat, dass das Seitenauge ein invertiertes Blasenauge sei. Dass es invertiert ist, ist ja klar, aber ob es dies durch eine solche Entwicklung geworden ist, wie sie MORGAN angenommen hat, oder ob eine spätere Neuordnung der einzelnen Sehzellen erfolgt ist, das kann ich natürlich an meinem Material nicht entscheiden.

Die Textfig. 38 zeigt ein schematisches Bild von einem Seitenauge der von mir untersuchten Pantopoden. Auf den ersten Anblick ist die Figur, wie man sieht, der von SOKOLOW gegebenen schematischen Figur

(Textfig. 25) auffallend ähnlich, aber bei näherer Betrachtung gewahrt man, dass sowohl Details als auch Hauptsachen in den beiden Figuren wesentlich verschieden sind.



Textfig. 38.

Schematischer Querschnitt (in diesem Fall = Sokolows Horizontalschnitt) durch ein Pantopoden-Seitenauge. *Li* — Linse; *ähy* — äussere Hypodermiszellen; *prem<sup>1</sup>* — äussere Lamelle der präretinalen Membran; *i<sub>hy</sub>* — innere Hypodermiszellen; *gkrt* — Glaskörperteil und *Tt* — Tapetumteil einer der innersten Hypodermiszellen; *prem<sup>2</sup>* — Innere Lamelle der präretinalen Membran; *re* — Retina; *rest* — die mit Stäbchengebilde versehene Spitze der Retinazelle, die in der Figur im Verhältnis zu den übrigen Teilen etwas verkleinert ist, und zwar um die Sehnervenfaserverpaare einzeichnen zu können; *pi* — die Pigmentschicht, die nach innen von der inneren Augenmembran und nach aussen von der äusseren Augenmembran begrenzt ist; *O* — Opticus; *Of* — Sehnervenfaser. Um die Figur etwas übersichtlicher zu gestalten sind nur einige wenige Hypodermiszellen eingezeichnet worden.

Das Gipfelauge ist im Prinzip von demselben Bau, wie das Seitenauge, muss aber wohl als 4-schichtig angesehen werden, weil im Gipfelauge tatsächlich zwei Hypodermissschichten vorhanden sind.



## Vergleich der Pantopodenaugen mit den Augen anderer Arthropoden.

Sowohl MORGAN wie SOKOLOW haben diesbezügliche Fragen näher diskutiert und sind zu der Schlussfolgerung gekommen, dass die Augen der Pantopoden denjenigen der Arachnoiden am nächsten kommen (siehe die Historik). SOKOLOW hat sogar lediglich aus dem Bau der Augen sehr weitgehende Schlussfolgerungen gezogen. Er schreibt wie folgt: "Wollte man nun die gewonnenen Resultate zusammenstellen und auf Grund des Augenbaues die Frage aufwerfen, wohin die Pantopoden im System gestellt werden müssen, so würde man auch jetzt keine befriedigende Antwort erhalten. Freilich ist in dieser Hinsicht eine gewisse Verwandtschaft der Pantopoden mit den Arachniden nicht zu verkennen. Immerhin wäre es aber richtiger die Pantopoden als eine selbständige Gruppe zu betrachten. Diese Gruppe mag wohl älter als die der Arachniden sein, wofür ja der verhältnismässig primitivere Bau der Pantopodenaugen zeugt. Dies Ursprüngliche muss man nicht nur in dem konvertierten Typus und der damit verbundenen Einschichtigkeit der Augen, sondern auch in der unregelmässigen Anordnung einzelner Augenelemente (vgl. nur das unregelmässige Bild des 'Stäbchengitters') erblicken."

Aus allem zuvor Gesagten dürfte indessen erwiesen sein, dass die Kenntnis von dem Bau der völlig entwickelten Seitenaugen der Pantopoden bisher nicht der Art gewesen ist, dass sie den Ausgangspunkt für Homologisierungsversuche hat bilden können.

1913 und 1914 ist von LUDWIG SCHEURING eine Arbeit über die Augen der Arachnoiden erschienen, die jetzt einen sicheren Vergleich zwischen diesen und den Pantopodenaugen gestattet. Es scheint mir deshalb nicht nötig, frühere stark auf reinen Vermutungen fussende Diskussionen über dieses Kapitel zu referieren. In SCHEURINGS Arbeit habe ich eine so schlagende Übereinstimmung zwischen den Seitenaugen der Pedipalpen und den Augen der Pantopoden gefunden, dass ihre Homologie kaum zu bezweifeln sein dürfte.

Ein Beispiel davon, wie die Seitenaugen der Pedipalpen orientiert sind, gewährt die Textfig. 39.

Ich gestatte mir SCHEURINGS Bild (SCHEURING, 1913, Taf. 37, Fig. 12) (WIRÉN, Taf. XVI, Fig. 45) von einem 10  $\mu$  dicken Längsschnitt durch die Seitenaugen eines *Typopeltis stymponsi* zu reproduzieren und halte es für notwendig hier das wesentlichste von dem, was SCHEURING über die Seitenaugen der Pedipalpen geschrieben hat, zu zitieren. Es ist Folgendes: "Betrachtet man einen Sagittalschnitt durch die 3 Seitenaugen eines Pedipalpen (Fig. 12), so ergibt sich daraus ihr gegenseitiges Lagenverhältnis. Während ein Augenbecher median getroffen ist, bieten

die beiden anderen schiefe Querschnitte dar. Weiter ersieht man aus der Figur, dass, wenn die Retina längs geschnitten ist, dies nicht auch für die Linse der Fall ist. Es muss also die Hauptsehrichtung der 3 Augen eine verschiedene sein.

Auf diesen Punkt gehe ich später noch ausführlicher ein.

Der Bau der Seitenaugen ist in den beiden Familien der Pedipalpen der gleiche. Immer lassen sich 4 Schichten unterscheiden: 1. Glaskörper, 2. Retina, 3. Tapetum, 4. Postretina.

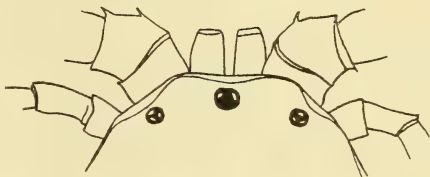
Die Linse stellt durchweg eine bikonvexe Verdickung der Cuticula dar, die die 3 chitinösen Lamellen derselben deutlich erkennen lässt. Die äussere Krümmung ist stärker als die innere. Die durchschnittliche Gestalt ist die, wie sie sich in Fig. 10 und 12 für das mittlere Auge darstellt. Eine Beziehung mit dem Glaskörper, wie sie bei den Frontal- augen zu beobachten war, konnte ich bei den Seitenaugen nicht finden. Vielmehr wiesen die Linse sowohl als auch der Glaskörper bei allen von mir untersuchten Arten die gleiche Gestalt auf. Dass bei dem dritten Auge in Fig. 12 die Linse so gross erscheint, liegt daran, dass sie sehr schief getroffen ist.

Der Glaskörper, der die direkte Fortsetzung der Hypodermis darstellt, überlagert in gleicher Ausbildung die drei Augenbecher. Sein Aussehen gegenüber der Hypodermis ist nicht viel verändert; nur sind die einzelnen Zellen etwas niedriger geworden.

Die Kerne weisen mehr runde Formen auf als die gewöhnlichen hypodermalen Kerne; auch ist ihre Färbbarkeit gegenüber diesen geringer (Fig. 13).

Zwischen Glaskörper und Retina zieht sich gerade wie bei den Hauptaugen eine präretinale Membran hin (Fig. 13 und 14). Diese weicht jedoch in ihrer Struktur etwas von jener ab. Besonders lassen sich keine zwei Lamellen unterscheiden, oder es ist die proximale so dünn, dass sie von der distalen nicht getrennt werden kann. Sicher ist die Membran völlig kernlos. An der Seite geht sie in die Basalmembran der Hypodermis über und steht auch mit der postretinalen Membran in Verbindung. Die Uebergangsstelle ist gerade wie bei den Hauptaugen durch eine Aufschliessung der beiden Lamellen kenntlich.

Auf die präretinale Membran folgen die Retinazellen, die ein wesentlich anderes Verhalten zeigen als die der Hauptaugen. Die einfallenden Lichtstrahlen müssen erst sowohl die Retinazelle als auch die Nervenschicht durchsetzen, ehe sie zu den recipierenden Elementen gelangen. Die Lage der Rhabdome ist (mit GRENACHER gesprochen) eine postnucleare (Fig. 12, 13, 14, 15).



Textfig. 39.  
Schema der Augenstellung der Amblypygii  
nach *Tarantula marginemaculata*.  
(Nach SCHEURING.)

Innerhalb der Retina treffen wir nur eine Art von Zellen an. Alle tragen Rhabdome. Von einer Gruppierung derselben zu Retinulae ist jedoch nichts zu bemerken.

Jede einzelne Retinazelle hat die Form einer sich schwach verjüngenden Keule (Fig. 15), deren dünnerer Teil in den Augenbecher hineinragt. In dem distalen dickeren Ende liegt der Kern. Dieser ist ziemlich chromatinarm, hat aber meist einen deutlichen Nucleolus. Das Plasma der Retinazelle ist in ihrem distalen Teil fein granuliert und mit Eisenhämatoxylin ziemlich stark färbbar. Weiter proximal wird es immer mehr fibrillär, um in dem rhabdomtragenden Abschnitt wieder fein strukturiert zu sein. In diesem letzten Drittel ist an jeder Retinazelle, sowohl auf Längs- als auch auf Querschnitten, ein deutlicher, peripherer Stiftchensaum zu erkennen (Fig. 14 und 15). Die einzelnen Zellen legen sich fest gegeneinander und deformieren dabei sich sowohl als ihre Rhabdome. Man erhält infolgedessen auf Querschnitten durch das Auge, besonders durch die Rhabdomregion, webenartige Bilder (Fig. 13).

Die Innervierung der Retinazellen erfolgt, wie schon erwähnt, von distal. Der Nerv tritt von vorn in den Augenbecher ein (Textfig. K), direkt unter den Retinazellkernen, teilt sich hier in einzelne Fasern auf, die ungefähr in derselben Höhe zu den einzelnen Zellen ziehen (Fig. 14). Die Fasern dringen in die Zellen ein und ziehen wahrscheinlich in der Mitte derselben bis zu der Rhabdomregion, wo sie den peripheren Stiftchensaum bilden.

Auf die Retina folgt eine fibrilläre Lage, die SCHIMKEWITSCH als die aufgespaltenen Fasern des Nervus opticus ansah. In Wirklichkeit haben wir es aber hier mit einem sehr starken Tapetum zu tun (Fig. 12, 13, 14). Diesem ist der für die Seitenaugen schon anfangs erwähnte starke Glanz zu verdanken. Der Tapetumbelag ist vollständig lückenlos. In durchfallendem Lichte erscheint er aus hell-leuchtenden gelben Fasern zusammengesetzt, in auffallendem Licht dagegen stellt er eine homogene, silberweiss glänzende Masse dar. Die Kerne dieser Schicht liegen nur an der Seite. Sie sind stark färbbar und von langer, flacher, elliptischer Gestalt.

Nach unten und nach der Seite folgt auf das Tapetum die Postretina (Fig. 12, 13, 14). Diese stellt eine einschichtige Zellenlage von fast gleicher Ausbildung wie die Postretina der Frontalauge dar. Die einzelnen Zellen sind nicht mehr voneinander zu unterscheiden, sondern bilden ein feines, verfilztes Polster. Die Kerne desselben sind flach elliptisch und nicht so stark tingierbar wie die des Tapetums. Nach vorn ist die Grenze der postretinalen Zellenlage unscharf, nach hinten setzt sich diese durch eine Membran deutlich von dem umgebenden Mesoderm ab (Fig. 13). Sie vereinigt sich seitlich mit der Basalmembran des Glaskörpers und mit der der Hypodermis. Von aussen wird diese Lamelle durch Anlegen von mesodermalen Zellen verstärkt. Vorn oben



befindet sich in ihr eine Öffnung, die dem Nerven Eintritt gewährt (Fig. 14 und Textfig. K).

Eine grössere Blutlacune zwischen Retina und Postretina, wie in den Hauptaugen, ist nicht vorhanden.“

SCHEURINGS Untersuchung gibt, wie der Leser sieht, allzu viele und grosse Ähnlichkeiten zwischen den Seitenaugen der Pedipalpen und den Pantopodenaugen, als dass man berechtigt sein könnte eine Relation zwischen denselben zu leugnen.

Aus der ganzen Arbeit SCHEURINGS geht tatsächlich hervor, dass keine andere Arachnoiden, ja selbst kaum die Pseudoscorpioniden Augen haben, deren Bau mit dem der Seitenaugen der Pedipalpen so übereinstimmend ist wie der Augenbau der Pantopoden.

Einige Abweichungen sind ja indessen vorhanden. Die Linse in den Seitenaugen der Pedipalpen scheint nicht mehr mit der inneren Hypodermissschicht (SCHEURINGS Tapetum) in Verbindung zu stehen und entbehrt einer Rinne, was zur Folge hat, dass die innere Hypodermissschicht keinen besonderen Glaskörper entwickelt, sondern nur ein Tapetum bildet.

Die Lage der Zellkerne des Tapetums an den Seiten und die übrige Beschreibung vom Tapetum zeigt, wie mir scheint, dass das Verhältnis im übrigen bei den verschiedenen Augen dasselbe ist.

SCHEURINGS Postretina und die Pigmentschicht des Pantopodenauges zeigen ja vollkommen dieselbe Ausbildung und müssen als homolog angesehen werden.

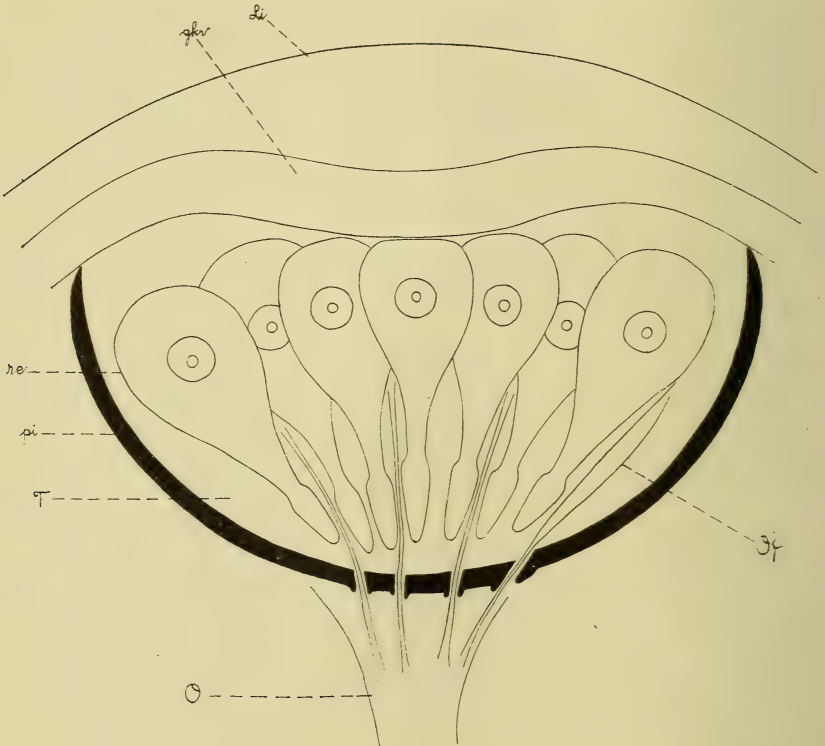
Da SCHEURING, nach den Figuren zu urteilen, keine entpigmentierten Seitenaugen in Schnittserien zerlegt hat, hat er das Verhältnis zwischen Tapetum und Postretina nicht sehen können und daher die Basen der Tapetumzellen und die Basalmembran — die innere Membran des Auges bei den Pantopoden — nicht beobachtet, die allem Anschein nach vorhanden gewesen ist und dieselben Verhältnisse gezeigt haben dürfte, wie bei den Pantopoden.

Die Innervation der Seitenaugen der Pedipalpen ist genau dieselbe, wie die der Pantopodenaugen, nur, wie es scheint, mit dem Unterschiede, dass der Opticusast von der Seite und demnach nicht verzweigt in die Pedipalpaugen, aber median und stark in einzelne Ästchen zerteilt in die Augen der Pantopoden eintritt; nur in dem Gipfelauge teilt sich der Opticusast mitten zwischen dem unteren und dem innersten Teil des Auges.

Die Anzahl Seitenaugen bei den Pedipalpen ist bei den von SCHEURING untersuchten Formen genau dieselbe, wie die der Pantopodenaugen, und sogar die Richtung der Augen ist die gleiche. Aber die 6 Seitenaugen der Pedipalpen sitzen, auf jeder Seite des Cephalothorax, 3 an der Zahl, auf ein paar kleinen Seitenaugenhügeln (Textfig. 39), während die Pantopodenaugen bekanntlich alle 6 auf einem einzigen medianen Augen-

hügel sitzen. Welches Verhältnis das ursprünglichste ist, ist eine Frage, auf die ich in diesem Kapitel noch nicht eingehe.

Wie bei der Besprechung des Augentypus der Pantopoden hervor-  
gehoben wurde, sind die Augen dreischichtig, aber die Gipfelaugen vier-  
schichtig, weil die Hypodermiszellen in letzteren Augen zwei Schichten  
bilden. Irgend ein prinzipieller Unterschied zwischen diesen dreischich-  
tigen und vierschichtigen Augen war indessen nicht vorhanden. Immer-



Textfig. 40.

Schematischer Querschnitt durch ein Pantopoden-Seitenauge. Hypothetisches Bild, das den Bau eines solchen Auges in dem Falle zeigt, wenn die äussere Hypodermissschicht, hier gleich dem Glaskörper — *gkr*, vollständig von der inneren Hypodermissschicht, hier gleich dem Tapetum — *T* abgetrennt ist; *re* — Retina; *pi* — Pigmentschicht; *O* — Sehnerv; *Of* — Sehnervenfaser.

hin, denken wir uns nur das Verhältnis, dass in den Seitenaugen die der Linse zunächst gelegenen Hypodermiszellen eine einzige zusammenhängende Schicht bilden und demnach von den inneren Hypodermiszellen getrennt sind. Dann würde die Längsrinne der Linse verschwinden und eine schematische Darstellung des Auges in seinem ganzen Umfang folgendes Bild geben. (Textfig. 40).

Dieses schematische Bild ist dann, wie aus der Textfig. 40 ersichtlich, gleich dem allgemeinen Schema über die Nebenaugen der Arachnoiden.

Wie wichtig dieses Verhältnis ist, geht ja ohne weiteres daraus hervor, dass die Nebenaugen der Arachnoiden von einem für die Arachnoiden charakteristischen Bau sind.

Kurz und gut steht in LANGS Handbuch (1913–1914) über die Augen der Arachnoiden u. a. wie folgt: "Diese sind unicorneal, unterscheiden sich jedoch, abgesehen davon, in wesentlichen Punkten von den ebenfalls einlinsigen Ocellen anderer Arthropoden".

Ich halte es indessen für völlig erwiesen, dass das Pantopodenaugen ein im grossen gesehen typisches Arachnoidenaugen von demselben Bau wie die Nebenaugen der Arachnoiden ist, und ferner bin ich auf Grund aller Detailähnlichkeiten und Übereinstimmungen im grossen zwischen den Seitenaugen der Pedipalpen und den Augen der Pantopoden der Meinung, dass diese als homolog anzusehen sind.

## VIERTES KAPITEL.

### Phylogenie der Pantopoden.

#### Historik.

DOHRN 1881 hat die Phylogenie der Pantopoden ausführlich erörtert und ist zu dem Resultat gekommen, dass die Pantopoden möglicherweise irgendwo aus hypothetischen Zwischenformen, zwischen Anneliden und Phyllopoden, hervorgegangen seien, dass aber die Pantopoden niemals weder Crustaceen noch Tracheaten gewesen seien.

Die Pantopoden, meint er, können weder von einer jetzt lebenden noch von berechenbaren früheren Krebsfamilien abgeleitet werden. Die Richtigkeit hiervon wird nach DOHRNS Meinung hauptsächlich durch folgende 4 Gründe bewiesen. 1) Der Pantopodenschnabel besteht aus drei Antimeren und entspricht morphologisch dem Oesophagus + Kaumagen der Crustaceen. Diese Struktur des Schnabels "steht geradezu einzig im gesamten Bereich der Arthropoden da, ..." 2) Die Pantopoden haben ursprünglich 4 Paar Geschlechtsöffnungen, während kein Krebstier mehr als ein Paar hat. 3) Die Struktur des Pantopoden-Rückengefässes kann nicht leicht aus bekannten Krebsstrukturen abgeleitet werden. 4) Die Pantopodenaugen, Zirkulations- und Verdauungsverhältnisse sind von eigentümlicher Art.

DOHRN fährt fort: "Woher aber sollen wir sie ableiten? Was soeben als unübersteigliche Barriere gegenüber den Krebsen hervorgehoben



ward, lässt sich auch mit derselben Schärfe gegen Ableitungsversuche von Spinnen oder Insekten und Myriapoden geltend machen, und die spärlichen und nicht einmal richtigen Vergleichspunkte, welche von SEMPER hervorgehoben wurden, um die Pycnogoniden für Arachniden auszugeben, halten den Vergleich nicht aus mit den oben citirten Divergenzen.

Es bleibt uns wohl nur übrig, wieder an den gemeinsamen Mutterstamm all dieser Gruppen gegliederter Thiere uns zu halten, an Anneliden. Die Pycnogoniden-Organisation zeigt zwar wenig directe Beziehungen auch zu Anneliden, aber wenn wir sie in frühere Zustände aufzulösen versuchen, werden wir schliesslich wohl noch zunächst auf Anneliden-ähnliche Bildungen stossen.“

Diese sind: 1) Vor allem zeigen die — zwei letzten — rudimentären Ganglien, neben mehreren Organen, dass die Vorfahren der Pantopoden eine grössere Segmentanzahl gehabt haben, als die jetzigen. Ungewiss ist, wieviele Segmente weggefallen sind. 2) Palpen und Eierträger sind wahrscheinlich Extremitäten von ungefähr demselben Typus, wie die folgenden gewesen und haben wie diese Darmdivertikel und Geschlechtsorgane enthalten. Die von DOHRN beschriebenen Exkretionsorgane in Palpen und Eierträgern hält er für metamorphosierte Geschlechtsorgane. 3) Die Geschlechtsorgane sind ursprünglich wahrscheinlich getrennt gewesen und haben mit einem Paar Mündungen hinter der Extremitäteninsertion in jedem gangbeintragenden Segment ausgemündet. Die gegenwärtige Unpaarigkeit der Geschlechtsorgane und die Lage der Geschlechtsmündungen an den Beinen ist sekundär. 4) Die Ostienanzahl des Rückengefässes ist variierend.

“Wenn wir nun nach diesen Andeutungen uns einen Vorfahren der Pantopoden zu construiren hätten, würden ihm etwa folgende Eigenschaften zukommen. Wenigstens acht Extremitätenpaare, von denen das erste vom oberen Schlundganglion innervirt wäre, die übrigen sieben aber in gleicher Gestalt je sieben Segmenten anhängen. Diese Extremitäten würden sehr viel weniger Glieder haben, vielleicht 3–4, die Darmdivertikel würden in sie hinein reichen, die Geschlechtsorgane aber nicht, dieselben würden vielmehr in jedem Segment eine gesonderte, paarige Drüse bilden mit je einem Ausführungswege hinter der Einlenkung der Extremitäten. Das Rückengefäss würde ebenso viele Spaltöffnungen haben, vielleicht würden sogar noch weitere geschlossene Blutbahnen existirt haben.“

Die Cheliceren haben ursprünglich wahrscheinlich keine Scheren, sondern Klauen gehabt ebenso wie  $p^4$  und  $p^5$  des Protonymphs.

Ein kleiner und weniger beweglicher Schnabel ist ursprünglicher, als ein grosser und beweglicherer.

Das “Oberschlundganglion“ ist früher vermutlich paarig gewesen, was aus der Innervation der Augen und daraus hervorgehen würde, dass

die Augen ursprünglich seitlich gestellt gewesen sein dürften. Eine Folge dieser Paarigkeit ist, dass das obere Antimer des Schnabels ursprünglich auch paarig gewesen sein dürfte, ebenso wie der vom "Oberschlundganglion" nach dem oberen Antimer ziehende Nerv, der mit dem unpaarigen Darmnervensystem der übrigen Arthropoden nichts zu tun hat.

Die Weibchen haben die Eier ursprünglich getragen und erst phylogenetisch spät ist diese Rolle den Männchen übertragen worden. Dies geht daraus hervor, dass die Weibchen allgemein Eierträger entwickelt gehabt haben (welche vielleicht die Eier geschützt haben), dass diese aber bei einer grossen Menge rezenter Pantopodenarten eine Serie von verschieden weit fortgeschrittener Reduktion zeigen, während sich bei allen Männchen Eierträger in verschiedenem Grade entwickelt finden.

Auf Grund dieser phylogenetisch späten Metamorphose der Eierträger und des reichlichen Vorkommens von Zwischenformen zwischen den Pantopoden muss man annehmen, dass die nun lebenden Pantopoden ein in lebhaftester Artbildung begriffener Überrest eines alten, früher mächtiger gewesenem Stammes sind und so eine Gruppe für sich bilden, die etwa im Range einer Krebsfamilie steht, daher auch hier die Diagnose der Klasse, der Ordnung und der Familie sich decken. Aber das Vorkommen so vieler Zwischenformen deutet immerhin darauf, dass der Stammvater der *rezenten* Pantopoden vor nicht allzu langer Zeit gelebt hat.

DOHRN präzisirt seine Auffassung von Nauplius und Protonymphen und schreibt schliesslich: "Dass aber die Larve der Pantopoden nicht kurzweg als ein modificirter Nauplius zu betrachten ist, das geht aus meiner Auffassung beider Larvenformen hervor, denen beiden ich keinen andern Werth zuschreibe, als dass jede für sich den drei-segmentigen Wurmzustand mit Crustaceen- resp. Pantopoden-Elementen verquickt darstellt."

HOEK 1881, 2. In seiner Analyse über DOHRNS Monographie sagt HOEK, er sei in Übereinstimmung mit früheren Äusserungen DOHRNS der Meinung, dass die Pantopoden weder mit Arachnoiden noch mit Crustaceen verwandt seien, sondern sich neben und vollkommen unabhängig von diesen entwickelt haben.

Aber, obwohl HOEK in bezug auf seine Auffassung der Phylogenie der Pantopoden der Hauptsache nach mit DOHRN übereinstimmt, hat er doch eine abweichende Meinung hinsichtlich gewisser Einzelheiten. Er meint, DOHRNS Theorie, dass Palpen und Eierträger ursprünglich homotyp mit nachfolgenden Extremitäten-paaren gewesen seien, sei insofern vollständig unbezeugt, als nicht eine einzige Beobachtung vorliege, welche beweise, dass Darmdivertikel ursprünglich in Palpen und Eierträger eingedrungen seien, oder dass auch diese ursprünglich Geschlechtsorgane getragen haben. Ausserdem meint er, DOHRN habe — aus dem Vorhan-

densein des hinter dem Ganglion des vierten Ganglienpaares befindlichen rudimentären Ganglions — voreilig die Schlussfolgerung gezogen, dass die Vorfahren der Pantopoden noch ein *extremitätentragendes* Körpersegment gehabt haben sollten. Spuren dieser Extremitäten sind nämlich, nach HOEK, niemals gefunden worden.

HOEK legt grosses Gewicht auf das Protonymphon, das für ihn eine "vraie larve primaire dans le sens de M. BALFOUR" ist, und er sagt darüber u. a.: "J'ai été frappé en premier lieu par la présence presque générale dans l'ontogénie des Pycnogonides d'une forme larvaire caractéristique (le Protonymphon), et cette présence m'a suggéré l'idée d'une descendance d'un ancêtre ressemblant à peu près à cette larve, lequel ancêtre prendrait place aussi bien à côté de l'ancêtre hypothétique des Crustacées, le Nauplius, qu'à côté d'un troisième (l'ancêtre des Annélides), qui tous les trois pourraient être descendus d'un pro-ancêtre commun; et j'ai essayé d'obtenir ainsi une explication des affinités de ces trois groupes d'animaux (Annélides, Pycnogonides, Crustacés)."

SCHIEKKEWITSCH 1884 nähert die Pantopoden den Arachnoiden auf Grund des Baues des Darmkanals und der Geschlechtsorgane und fasst seine Ansichten von der Phylogenie der Pantopoden in folgender Weise zusammen: "Il est bien probable, d'après mon avis, que les Pycnogonides présentent des formes qui ont des ancêtres communs avec les Araignées, mais des formes arrêtées dans leur développement (mandibules articulées, les zoonites thoraciques non confondus) et en même temps des formes modifiées (développement de l'endopodium maxillaire et abdomen rudimentaire)."

WEISSENBORN 1886 rechnet die Pantopoden zu den Arachnoiden, welch letztere "bezüglich des Nervensystemes den Myriapoden und Hexapoden näher als den Crustaceen stehen"; sie "haben auch mit den Limuliden viele Charaktere gemeinschaftlich".

OUDEMANS 1886 hält die Pantopoden für eine selbständige Gruppe.

LANG 1889: "Die Pantopoden scheinen innerhalb der Arthropoden eine ganz isolirte Stellung einzunehmen. Bei dem Mangel einer typischen Nauplius- oder Zoëalarve fehlt die Berechtigung, sie in die Nähe der Krebse zu stellen, und auch zu andern Arthropodenklassen lassen sich keine sicheren Beziehungen nachweisen."

MORGAN 1890 und 1891 hat speziell die Embryologie der Pantopoden studiert, die nach seiner Meinung Verwandtschaft zwischen den Pantopoden und den Arachnoiden beweist. Diese Ansicht stützt MORGAN hauptsächlich mit folgenden 6 Gründen: 1) Das Entoderm bei beiden Gruppen werde durch multipoläre Delamination gebildet. 2) Bei den Pantopoden gebe es wahrscheinlich ein Gegenstück zu dem "Cumulus primitivus" der Spinnen. 3) Die Körperhöhle stimme bei beiden Gruppen überein. 4) Beide Gruppen haben Darmdivertikel in den Extremitäten und diese Darmdivertikel enthalten Dotterkörner sowohl bei den



Pantopoden- als bei den Arachnoidenembryonen. 5) Das Vorkommen und der Bau der Cheliceren. 6) Der in der Hauptsache bei Pantopoden und Arachnoiden übereinstimmende Bau des Auges.

Dagegen macht MORGAN keine bestimmten Versuche die Extremitäten der Pantopoden und der Arachnoiden zu homologisieren. Die Lage der Geschlechtsöffnungen der Pantopoden ist vermutlich sekundär und irgendwelche Mutmassungen über Mehrzahl und Paarigkeit dieser Geschlechtsöffnungen kann man nach MORGANS Ansicht nicht machen, bevor die Entwicklung derselben bekannt ist. Möglicherweise habe die Paarigkeit und die Mehrzahl ihren Grund darin, dass die Geschlechtsorgane sekundär zum Teil nach den Beinen verlegt worden seien.

Die Pantopodenlarve ist nach MORGAN ziemlich rezent und deutet (ausser einer gewissen äusseren Ähnlichkeit mit dem Nauplius) durchaus nicht auf die Trochophora oder den Nauplius hin. Hier fasst MORGAN seine Ansichten von der Phylogenie der Pantopoden zusammen: "... a study of the early stages of the embryology has brought to light certain facts which for me point decidedly toward a community of descent between Arachnids and Pycnogonids. The latter show undoubted traces of degeneration, and we cannot derive them from any existing animals. But I believe the Pycnogonids and the Arachnids have come down along the same line, or, in the other words, have had ancestors in common long after those ancestors came from Annelid-like forefathers."

SARS 1891 lässt die Pantopoden eine besondere Klasse bilden, wozu er durch DOHRNS und HOEKS Arbeiten veranlasst wird.

KORSCHULT und HEIDER 1891. Der Hauptsache nach stimmt die in dem Lehrbuch vertretene Auffassung mit derjenigen DOHRNS überein, aber sie betont, dass gewisse Ähnlichkeiten zwischen der Entwicklung der Pantopoden und der Arachnoiden vorhanden seien, obwohl diese Ähnlichkeiten nicht ausreichend scheinen, um Schlussfolgerungen über die Verwandtschaft der beiden Gruppen zu gestatten.

Die Arachnoiden sollen grössere Ähnlichkeit mit Xiphosuren als mit Pantopoden aufweisen, und der vielleicht am schwersten wiegende Grund gegen eine Verwandtschaft zwischen Pantopoden und Arachnoiden besteht darin, dass die Pantopoden nicht dieselbe Extremitätenanzahl, wie die Arachnoiden, haben.

Es lässt sich auch keine Verwandtschaft zwischen Pantopoden und den übrigen Arthropoden nachweisen und: "Das Resultat von alledem ist, dass man auch heute noch nicht die Stellung der Pantopoden einigermaßen sicher zu präzisiren vermag".

Die Protonymphonlarve wird hauptsächlich in derselben Weise, wie von DOHEN, gedeutet.

GAUBERT 1892 schreibt ohne nähere Motivierung, dass die Beine der Pantopoden denjenigen der Arachnoiden am meisten gleichen.

JOURDAIN 1892 zieht einige sehr oberflächliche Vergleiche zwischen Protonymphon und der sechsbeinigen Arachnoidenlarve und zwischen Protonymphon und Nauplius und kommt zu dem Resultat, dass die Charaktere des Protonymphons darauf deuten, dass die Pantopoden näher mit Arachnoiden als mit Crustaceen verwandt seien.

KINGSLEY 1893 führt die Pantopoden zu den Gruppen unter den Arthropoden, deren systematische Stellung ungewiss ist, obwohl er der Ansicht ist, MORGAN habe gezeigt, dass Characteristica für die Pantopoden nur unter den Arachnoiden Parallelen finden können.

IHLE 1898 sucht glaubhaft zu machen, dass die Pantopoden eine selbständige Klasse unter den Tracheaten bilden und direkt von den Myriapoden herkommen. Eine Verwandtschaft mit Arachnoiden oder Crustaceen ist unmöglich. IHLES Aufsatz wimmelt von Irrtümern.

MEINERT 1898 meint, dass die Pantopoden von den übrigen stark abweichende Arachnoiden seien, die sich dem Leben im Meere angepasst haben. Dass sie Arachnoiden sein sollen, findet unter anderem eine Stütze darin, dass der Schnabel nach MEINERT mit dem Schnabel bei den Arachnoiden, die einen solchen besitzen, homolog ist, und weil auch die Pantopoden Cheliceren mit einer Drüse haben, die wahrscheinlich mit der Giftdrüse in den Cheliceren der Arachnoiden homolog ist. Da MEINERT nicht der Meinung ist, dass Palpen und Eierträger den abgeworfenen  $p^4$  und  $p^5$  entsprechen, legt er den Pantopoden weitere zwei Extremitätenpaare bei.

MEINERT meint, die erwachsenen Pantopoden entsprechen mit Ausnahme des Schnabels dem Abdomen der Arachnoiden; er homologisiert so die vier Gangbeinpaare mit den rudimentären, embryonalen Abdominalbeinpaaren der Arachnoiden. Der Mangel an besonders entwickelten Atmungsorganen deutet nach seiner Meinung darauf, dass die Pantopoden sich aus niedrig stehenden, larvenähnlichen Formen entwickelt haben.

MEISENHEIMER 1902. Seine auf embryologischen Studien basierte Auffassung geht dahin, dass Pantopoden und Crustaceen von gemeinsamen Ahnen herkommen, sich dann aber getrennt haben, wobei beide ihre eigenen Wege eingeschlagen haben. Jedenfalls stehen die Pantopoden den Crustaceen viel näher, als Arachnoiden und Tracheaten.

Er vergleicht die Organsysteme des Protonymphon und des Nauplius eingehend und fährt darauf fort: "Wir haben hiermit so ziemlich sämtliche Organe der Protonymphonlarve mit den entsprechenden Theilen der Naupliuslarve verglichen und überall theils grösste Uebereinstimmung, theils mehr oder minder nahe Berührungspunkte gefunden. Die Differenzen beider Larvenformen bestehen im Wesentlichen in der Umbildung früher gemeinsamer Organsysteme oder in der durch die verschiedene Lebensweise bedingten Neuerwerbung besonderer Organe."

Auch zieht MEISENHEIMER einen Vergleich zwischen Pantopoden und Arachnoiden und wendet sich in mehreren wichtigen Punkten gegen

MORGAN und andere, welche der Meinung waren, dass diese beiden Gruppen in mehr oder weniger nahem Zusammenhang mit einander gestanden haben.

Er präzisiert seine Auffassung von der Phylogenie der Pantopoden, indem er sich in folgender Weise über die gemeinsame Abstammung der Pantopoden und der Crustaceen äussert: "Von gemeinsamen Vorfahren übernommen haben wohl beide die Verhältnisse des Nervensystems, d. h. ein oberes Schlundganglion und den aus einer Reihe postoraler Ganglien bestehenden Bauchstrang, weiter die Tendenz zur Divertikelbildung des Darmes und endlich wahrscheinlich Cölom und Nephridien. Auf der zweiten, noch gemeinsamen Ahnenstufe erworben und auf die noch gemeinsame Larvenform zurückverlegt haben sie die Grundzüge des Bildungsprozesses der Primitivanlagen, die Ausbildung der Beindrüsen und des unpaaren Medianauges, die Auflösung des Cöloms, weiter hier die Rumpfsegmente der Larve auf die Zahl drei fixiert. Nun kam der Zeitpunkt, wo beide Formenkreise sich trennten, wo mit veränderter Lebensweise beide früher Gemeinsames verschieden ausbildeten, neue Eigenthümlichkeiten erwarben und sekundär auch dem Bau ihrer Larve einfügten..."

CARPENTER 1903 hält die Pantopoden — auf Grund der Segmentierungsverhältnisse — für eine "aberant order of Arachnida", welche, wie auch Merostomata und Xiphosura von den Prototrilobiten herkommen. Doch betont er, dass noch ein gewisser Streit über die Segmentanzahl des "Kopfes" und die Anzahl hier ursprünglich angelegter Extremitäten bei den Arachnoiden herrscht.

LANKESTER 1904 führt die Pantopoden zu "Class Arachnida. Grade Nomomeristica, subclass I"; d. h., sie werden in LANKESTERS System zwischen Trilobiten und Xiphosura Gigantostomata placiert. In der Charakteristik über die Arachnoidenklasse heisst es: "Class Arachnida. — Euarthropoda having two prothomeres (somites which have passed from a post-oral to a praeoral position), the appendages of the first represented by eyes, of the second by solitary rami which are rarely antenniform, more usually chelate. In the most highly developed forms the two anterior divisions (tagmata) of the body, prosoma and mesosoma, each exhibit six pairs of limbs, pediform and platelike respectively, whilst the metastoma consists of six limbless somites and a post-anal spine..."

LANKESTER hält die Pantopoden für "Arachnids in which the somites corresponding to mesosoma and metasoma have entirely aborted. The seventh leg-bearing somite (the pre-genital rudimentary somite of Euarachnida) is present, and has its leg-like appendages fully developed."

COLE 1905 findet die Kenntniss von den Pantopoden noch nicht der Art, dass man ihre Phylogenie klarlegen kann und, nachdem er den



Streit einiger moderneren Verfasser über diesen Gegenstand kurz relativiert hat, erklärt er, die Naturforscher seien einer einheitlichen Beantwortung dieser Frage keinen Schritt näher gekommen.

HANDLIRSCH 1905 und 1906 betrachtet die Pantopoden als eine selbständige Gruppe. Er schreibt (1906): "...Dass auch die Pantopoden, welche man ihrer geringen Extremitätenzahl wegen oft mit der Arachnidenreihe in Beziehung gebracht hat, eine ganz selbständige, aus poly-poden, mit vielen Nephridien versehenen Formen entsprungene Reihe vorstellen, bei welcher die Spezialisierung in einer übermässigen Entwicklung der Beine auf Kosten des Körpers zum Ausdrucke kommt, unterliegt kaum einem Zweifel. Für die Ableitung von solchen Formen spricht der Umstand, dass bei Pantopodenweibchen die Genitalien paarig an den Hüftgliedern der vier letzten Beinpaare ausmünden. Nachdem es auch bei Trilobiten Formen mit wenigen Segmenten und mit sehr schmalem Körper gibt, erscheint mir eine Abstammung der Pantopoden von solchen Formen nicht unmöglich und ich rechne sicher darauf, dass sich mit der Zeit auch hier fossile Zwischenformen finden werden."

Nach HANDLIRSCH soll die hypothetische Urform der Arthropoden einen Kopf mit sechs Segmenten, einfache Antennen am zweiten Segment und wahrscheinlich ein Paar Spaltfüsse an jedem der folgenden vier Segmente gehabt haben. An den Seiten des Kopfes zusammengesetzte, sog. Facettenaugen. Der Körper homonom segmentiert, Thorax und Abdomen nicht differenziert und die Segmentanzahl nicht konstant. Jedes Segment mit Ausnahme des letzten (Telson) mit einem Spaltfusspaar gleich denjenigen, die noch heute bei vielen Crustaceen zu finden sind. Diese Urform habe im Meere gelebt und die Beine, oder gewisse Beinanhänge haben als Respirationsorgane gedient. Alle Segmente seien mit Nephridien versehen gewesen, die zum Teil auch zur Ausführung der Geschlechtsprodukte verwendet worden seien.

"Die primäre Larvenform dieser Urformen war jedenfalls oligomer, ähnlich wie heute noch bei tieferstehenden Crustaceen, Progoneaten, Pantopoden etc. und wie bei Anneliden."

Diese hypothetische Urform stimmt im wesentlichen mit Trilobiten überein, von welchen HANDLIRSCH direkt, aber als eigene Stämme, die sämtlichen Arthropoden mit Ausnahme der "Malacopoda" ableitet.

SCHIMKEWITSCH 1906 sucht die Pantopoden von den "Mesomeren" Würmern (*Dinophilus*) abzuleiten, aus welchen sie sich selbständig entwickelt haben. Er konstruiert auch eine hypothetische Stammform, die er "Oronymphon" nennt.

SOKOLOW 1911 vermutet, auf Grund ihres primitiven Augenbaues, dass die Pantopoden eine selbständige Gruppe bilden, die älter sei als die Arachnoiden. Gewisse Ähnlichkeiten zwischen Pantopoden- und Arachnoidenaugen können jedoch nicht in Abrede gestellt werden.

BOUVIER 1913 folgt hauptsächlich LANKESTER, indem er meint dass die Pantopoden eine besondere Klasse unter den Arachnoiden bilden, aber er hält sie für sehr primitive Formen und nicht degeneriert, wie es LANKESTER für das wahrscheinlichste hielt. BOUVIER schreibt u. a.: „...je considère les Pycnogonides comme appartenant à la grande classe des Arachnides, qui se distingue essentiellement des Crustacées par la présence, chez l'adulte, d'une seule paire d'appendices prébuccaux“.

DOGIEL 1913. Dieses ist die unverhältnismässig grösste und ausführlichste Arbeit, die über die Embryologie der Pantopoden veröffentlicht worden ist. DOGIELS Beobachtungen über die frühesten Entwicklungsstadien kontrastieren teilweise mit denjenigen MORGANS und MEISENHEIMERS, aber ebenso wie letzterer meint DOGIEL, dass sie eine sehr grosse Übereinstimmung mit entsprechenden Entwicklungsstadien der Entomostraken zeigen. Er räumt aber auch einige Ähnlichkeiten mit der Entwicklung der Arachnoiden ein, wie die Anlage des Nervensystems und die Ventralorgane, hält aber im übrigen die Unterschiede zwischen der Entwicklung von Pantopoden und Arachnoiden für so gross, dass alle Annahmen einer etwaigen Verbindung zwischen diesen beiden Gruppen als endgültig widerlegt angesehen werden müssen.

Er beschreibt, das Protonymphonstadium, das er als besonders charakteristisch für die Pantopoden ansieht. „Erstens stellt die sechsfüssige Larve die fundamentale, primäre Larvenform der Pantopoden dar. Hierfür spricht nicht nur ihre weite Verbreitung bei verschiedenen Vertretern der Pantopoden, sondern auch die aussergewöhnliche anatomische Uebereinstimmung der Larven verschiedener Gattungen und Arten; letztere findet ihren Ausdruck in der Anzahl von excretorischen Zellen und in der Anordnung der Hautdrüsen, abgesehen von andern, leicht erkennbaren Merkmalen...“

„Die Vergleichung mit dem Nauplius wird von MEISENHEIMER sehr gut durchgeführt...“

In bezug auf die postembryonale Metamorphose schreibt DOGIEL unter anderem: „Der allgemeine Verlauf der Metamorphose gestattet uns zu bemerken, dass trotz der überaus grossen Uebereinstimmung in ihrem Anfangsstadium (d. h. der sechsfüssigen Larve) die späteren Stadien der Verwandlung bei den verschiedenen Formen durchaus nicht übereinstimmen“.

Die Auffassung von der Phylogenie der Pantopoden, welche DOGIELS Untersuchungen ihm gewährt haben, hebt er folgendermassen hervor: „Eine grosse und mannigfaltige Uebereinstimmung zwischen der Entwicklung der Pantopoden und derjenigen der Entomostraken lässt sich nicht leugnen; sie tritt in einer ganzen Reihe von Merkmalen zu Tage. Man wird aber gleichzeitig auch auf einige wesentliche Züge im Bau der Pantopoden hinweisen müssen, welche sich in keiner Weise mit der Organisation der Crustaceen vergleichen lassen. Der Schnabel und die

Einästigkeit der Extremitäten legt ein gewichtiges Zeugnis ab gegen eine nahe Verwandtschaft mit den Crustaceen. Die zweiästige Extremität wird bei den Krebsen überall angetroffen, bis zu deren höchststehenden Vertretern; dieses Merkmal wird weder durch die Lebensweise, noch durch partielle Unterdrückung der Metamorphose verwischt (viele Decapoda Macrura). Bei den Pantopoden können dagegen nicht die geringsten Hinweise auf einen früheren zweiästigen Charakter der Beine angeführt werden.

Aus diesem Grunde ist es wohl am richtigsten, die Pantopoden und die Crustaceen als zwei gleichwertige Klassen der Arthropoden anzusehen, welche von einer Gruppe der Anneliden divergieren. Wo sich aber der Ausgangspunkt der Divergenz befindet, ob unter den Anneliden selbst, oder höher, in einer Gruppe irgendwelcher hypothetischer Protostraca, lässt sich schwer entscheiden.“

### Zusammenfassung der Historik.

Aus dem Angeführten geht hervor, eine wie geringe Übereinstimmung über die Phylogenie der Pantopoden noch unter den Forschern herrscht. Die verschiedenen Ansichten drehen sich jetzt, wie früher, hauptsächlich um drei Punkte, nämlich, ob die Pantopoden näher mit den Crustaceen, oder näher mit den Arachnoiden verwandt seien, oder endlich ob sie eine völlig selbständige Stellung im Arthropodensystem einnehmen. Wenn es galt dies zu entscheiden, haben embryologische Beobachtungen am schwersten ins Gewicht fallen müssen und die grösste Bedeutung ist dabei dem sogenannten Protonymphon der Pantopoden zuerkannt worden.

MORGAN, MEISENHEIMER und DOGIEL haben die umfangreichsten Untersuchungen über die früheren Entwicklungsstadien ausgeführt und dabei sind diese drei Forscher zu verschiedenen Resultaten gekommen, nicht nur in Einzelheiten, sondern sogar in bezug auf mehrere wichtige, direkte Beobachtungen. Ob der Grund hiervon ausschliesslich in der Konservierung des Materials und anderen technischen Verhältnissen zu suchen ist, darüber kann ich nur Vermutungen hegen, aber es scheint mir, als ob gewisse vorgefasste Ansichten bei der Deutung einiger Beobachtungen mitgewirkt haben, besonders bei MEISENHEIMER und in gewissem Grade, wenngleich bedeutend weniger, auch für DOGIEL.

Was das Studium von (meistens) postembryonalen Stadien in der Pantopodenentwicklung, und zwar vor allem das Protonymphonstadium betrifft, so sind, ausser den Arbeiten der eben erwähnten drei Forscher, zu allererst diejenigen DOHRNS und HOEKS zu erwähnen, welche einen besonderen Rangplatz in der Pantopodenliteratur einnehmen. Die Schriften dieser fünf Forscher, die die drei verschiedenen Hauptgesichtspunkte



der Phylogenie der Pantopoden repräsentieren, haben gleichwohl einen bedeutungsvollen Zug gemeinsam (übrigens auch mit sämtlichen späteren Forschern); sie sind alle der Ansicht, das Protonymphon habe dieselbe Segment- und Extremitätenanzahl, wie der Nauplius (wenn man davon absieht, dass die Anlage zum nächsten Segment nach  $p^5$  beobachtet werden kann). Besonders HOEK, MEISENHEIMER und DOGIEL sprechen sich dahin aus, dass das Protonymphon eine primäre Larvenform sei, die in der ontogenetischen Entwicklung der Pantopoden etwa dieselbe Bedeutung habe, wie der Nauplius in derjenigen der Crustaceen.

Sind mehrere Forscher — hauptsächlich durch den Vergleich Protonymphon-Nauplius — der Meinung gewesen, dass die Ontogenese der Pantopoden nähere Übereinstimmung mit der der Crustaceen aufweise, so haben wohl die an Imagines gemachten Beobachtungen eher eine Neigung hervorgerufen, die Pantopoden mit Arachnoiden anstatt mit Crustaceen zusammenzustellen. Aber im allgemeinen hat der Schnabel und die Anzahl Extremitätenpaare der Pantopoden den Vergleich zwischen Pantopoden und anderen Arthropoden im höchsten Grade erschwert.

Als eine Zusammenfassung der Literaturübersicht kann man sagen, dass bisher keine so entscheidenden Tatsachen vorgelegt worden sind, dass sie das Rätsel lösen könnten, das uns die Phylogenie der Pantopoden aufgegeben hat.

### Kritik und Ergebnisse.

Das alte Problem, ob die Pantopoden Crustaceen oder Arachnoiden seien oder als eine völlig selbständige Gruppe angesehen werden müssen, hoffe ich indessen ist durch meine im ersten und zweiten Kapitel mitgeteilten Untersuchungsergebnisse definitiv gelöst worden, wenigstens insofern als dadurch erwiesen ist, dass die Pantopoden nicht näher mit den Crustaceen verwandt sind und auch nicht als eine besondere Gruppe angesehen werden können, welcher verwandtschaftliche Beziehungen mit irgend einer der übrigen Arthropodengruppen fehlen. Aus dem zweiten Kapitel ging nämlich hervor, dass die rezenten Arthropoden (ausgen. Onychophora) in zwei grosse Hauptabteilungen — Cheliceraten und Mandibulaten — zerfallen und dass die Pantopoden Cheliceraten sind.

Aus dem Umstand, dass die Pantopoden Cheliceraten sind, geht ja hervor, dass die systematische Stellung der Pantopoden relativ präzisiert ist und dass das Gebiet für weitere Untersuchungen ihrer Phylogenie recht begrenzt worden ist.

### Unhaltbarkeit früherer Ansichten über die Homologien zwischen Protonymphon und Nauplius sowie der daraus gezogene Schlussfolgerungen in bezug auf die Verwandtschaft der Pantopoden mit den Crustaceen.

Was die von verschiedenen Forschern vermutete Verwandtschaft der Pantopoden mit den Crustaceen anbelangt, so sind die Gründe, die vor allem für eine solche Relation sprechen würden, hauptsächlich aus Vergleichen zwischen Protonymphon und Nauplius entnommen. Auf Grund der mangelnden Kenntnis von der Segmentanzahl des Protonymphons und der damit zusammenhängenden irrtümlichen Auffassung von der ganzen Organisation der Larvenform ist dem Protonymphon oft genug eine unglückliche Rolle zugeteilt worden, wenn es sich darum handelte die Verwandtschaftsverhältnisse der Pantopoden klarzulegen.

MEISENHEIMER z. B. hat zwischen so gut wie sämtlichen Organen des Protonymphons und des Nauplius Übereinstimmungen gefunden, und hat die Extremitätendrüsen der beiden Larvenformen homologisiert. DOGIEL hat behauptet, diese vielen von MEISENHEIMER gefundenen Übereinstimmungen des weiteren um mehrere Tatsachen vermehren zu können.

Beleuchtend für die Auffassung vom Protonymphon ist folgendes Zitat aus MEISENHEIMERS Arbeit, das unleugbar von recht grossem Interesse ist: "Besonderes Interesse verdient sodann ein Vergleich des Nervensystems beider Larvenformen. Die Uebereinstimmung ist auch hier eine vollkommene, wenn man das Ganglion der ersten Antenne bei den Krebsen als ursprünglich postoral gelegen auffasst. Während CLAUS dasselbe durchaus als einen präoralen Gehirnabschnitt aufgefasst wissen will, hat sich die Mehrzahl der jüngeren Forscher wohl der von RAY LANKESTER am energischsten vertretenen Ansicht angeschlossen, wonach das Ganglion der ersten Antenne ein ursprüngliches Rumpfsegment darstellt, welches sich erst sekundär als Deutocerebrum dem allein präoralen Protocerebrum anschloss, ganz entsprechend also dem bei der Pantopodenlarve sich abspielenden Vorgange. Wir würden also dann das obere Schlundganglion der Pantopoden dem Protocerebrum der Krebse gleich zu setzen haben, das erste Bauchganglion dem Deutocerebrum, das zweite Bauchganglion dem Tritocerebrum u. s. f. Nur die Verteilung der Ganglien im Einzelnen würde eine etwas andere sein, indem bei den Pantopoden stets nur ein Bauchganglion in das Gehirn einbezogen wird, zweites und drittes dagegen konstant zu einem einheitlichen unteren Schlundganglion verschmelzen, Verhältnisse, wie wir sie in weit stärkerer Ausbildung bei dem Arachnoidenstamme ausgeprägt finden."

Wie vollständig falsch MEISENHEIMERS Homologisierungsversuche tatsächlich sind, das geht vielleicht am besten aus dem folgenden Schema über die Homologie der Körpersegmente bei Protonymphon und Nauplius hervor.

Homologien der Körpersegmente von Protonymphon und Nauplius

A.

Protonymphon	Nauplius
Vorderhirnsegment; mit Augen aber ohne Antennen	Vorderhirnsegment; mit Augen aber ohne Antennen
1:es Segment = Rostral- und Oberlippensegment	1:es Segment = Rostral- und Oberlippensegment
2:es Segment = Cheliceralsegment	2:es Segment = Cheliceralsegment
3:es Segment = Pedipalpensegment	3:es Segment = Pedipalpensegment
4:es Segment = Palpensegment	4:es Segment = Palpensegment
5:es Segment = Eierträgersegment	5:es Segment = Eierträgersegment

B.

Protonymphon	Nauplius
Vorderhirnsegment; mit Augen aber ohne Antennen	Vorderhirnsegment; mit Augen aber ohne Antennen
1:es Segment = Rostral- und Oberlippensegment	1:es Segment = Rostral- und Oberlippensegment
2:es Segment = Cheliceralsegment	2:es Segment = Cheliceralsegment
3:es Segment = Pedipalpensegment	3:es Segment = Pedipalpensegment
4:es Segment = Palpensegment	4:es Segment = Palpensegment
5:es Segment = Eierträgersegment	5:es Segment = Eierträgersegment



Auf diesem Schema zeigt *A* die Konsequenz von MEISENHEIMERS Homologisierungen und *B* welche ursprünglich präoralen Körperteile und ursprünglich postoralen Segmente, nach meiner Meinung, sich bei den beiden Larvenformen tatsächlich entsprechen. Am Schluss des zweiten Kapitels wurde die Segmentanzahl der Pantopoden erörtert, und im Zusammenhang damit wurde auch nachgewiesen, aus welchen Segmenten das Protonymphon zusammengesetzt ist.

Also, trotzdem MEISENHEIMER und DOGIEL so ganz verschiedene Körperteile bei Protonymphon und Nauplius homologisiert haben, haben sie dennoch eine Menge Übereinstimmungen zwischen denselben gefunden.

Diese durchaus fehlerhaften Homologisierungen haben zur Folge, dass die Resultate der bisher an Entwicklungsstadien von Pantopoden ausgeführten, vergleichenden embryologischen Untersuchungen ebenfalls irrtümlich sind.

Die eben erwähnten beiden Embryologen haben eine mannigfaltige Anzahl Übereinstimmungen von Einzelheiten zwischen Protonymphon und Nauplius gefunden, wie z. B. zwischen den Extremitätendrüsen der beiden Larvenformen. Da diese Drüsen jedoch Segmenten angehören, die sich durchaus nicht entsprechen, ist es wohl demnach in diesen Fällen höchst wahrscheinlich, dass die Übereinstimmungen zwischen ihnen nicht so gross sind wie MEISENHEIMER und DOGIEL geglaubt haben.

MEISENHEIMER hat auch das zweite Oesophagealganglion der Pantopodenlarven als eine Schnabeldrüse beschrieben. Diese letzteren Verhältnisse beweisen, dass die histologischen Bilder, die bisher von den verschiedenen Organen aus den früheren Entwicklungsstadien der Pantopoden erhalten werden konnten, in vielen Fällen sehr unklar und schwer zu deuten gewesen sein müssen und vermutlich wenigstens zum Teil irrtümlich gedeutet worden sind und dass demnach noch manches erübrigt, bevor gewisse Teile der Embryonalentwicklung der Pantopoden als hinreichend bekannt angesehen werden können.

### Was weiss man von einer eventuell gemeinsamen Abstammung der Cheliceraten und Mandibulaten?

Im zweiten Kapitel wurde auf einige wichtige Charakteristica hingewiesen, welche Cheliceraten und Mandibulaten trennten, und, obwohl dabei durchaus nicht alle Unterschiede zwischen diesen Abteilungen in bezug auf Nervensystem und Extremitäten angeführt wurden — der für die rezenten und die meisten ausgestorbenen Cheliceraten, wenigstens in den Larvenstadien, wie bekannt, besonders typische und durchweg gleichartige Bau der Cheliceren wurde z. B. nur beiläufig hervorgehoben, weil den Limulaven (siehe unten) Cheliceren fehlen — so müssen dennoch die

hervorgehobenen Unterschiede zwischen Cheliceraten und Mandibulaten als so wesentlich angesehen werden, dass sie die Aufstellung dieser zwei Arthropodenabteilungen nötig machen.

Die zu den Mandibulaten gehörenden Gruppen müssen meines Erachtens eine gemeinsame Abstammung haben, denn die hier für diese Gruppen gegebenen, wichtigen, ersten 5 Charakteristica sind sämtlichen Mandibulaten gemeinsam, seien es nun terrestrische, marine- oder Süswasserformen — doch mit einer einzigen Ausnahme, die die Tritocerebralkommissuren der Chilopoden betrifft.

Das, was in diesem Zusammenhang von den Mandibulaten gesagt worden ist, gilt mutatis mutandis auch von den Cheliceraten. Die für die Cheliceraten speziell kennzeichnenden Merkmale sind nämlich gleichfalls für sowohl terrestrische, als auch marine und Süswasserformen gemeinsam und können daher ebensowenig als durch eine Konvergenz entstanden angesehen werden, wie man dies von den Merkmalen der Mandibulaten annehmen könnte. Die drei zu den Cheliceraten gehörenden Arthropodengruppen, Merostomata, Arachnoidea und Pantopoda, müssen daher, ganz naturgemäss wie mir scheint, eine gemeinsame Abstammung haben.

Der Name "Chelicerata" ist ja nicht neu, sondern schon früher als gemeinsame Bezeichnung für Merostomata + Arachnoidea verwendet worden, von deren Cheliceren man annahm, dass sie den Antennen der übrigen Arthropoden (= Antennaten) entsprechen, eine Auffassung, die übrigens noch in den modernsten Lehrbüchern, z. B. in der jüngsten, 1917 erschienenen Auflage von CLAUS-GROBBENS Lehrbuch der Zoologie, beibehalten ist.

Da die Pantopoden Cheliceraten sind, interessiert es mich zurzeit am meisten zu versuchen über die Phylogenie der Cheliceraten Klarheit zu gewinnen.

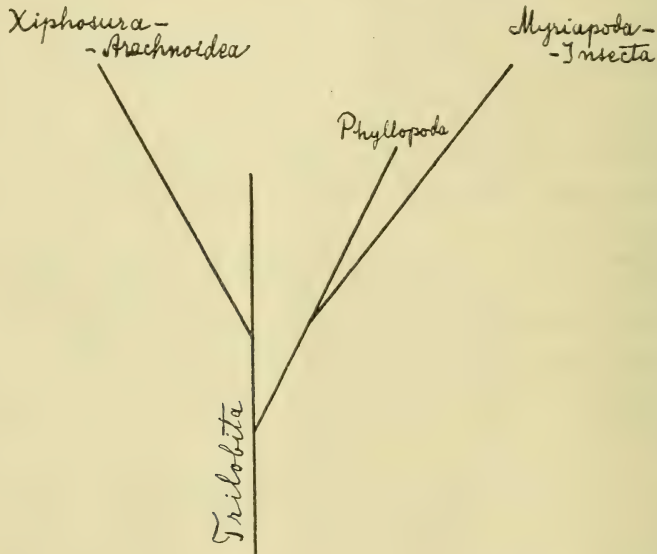
Ist eine Möglichkeit dazu vorhanden?

Für meine Problemstellung ist es durchaus nicht notwendig, in diesem Zusammenhang auf die ganze grosse Literatur näher einzugehen, welche die diesbezüglichen Fragen behandelt; ich lasse es dabei bewenden diese zu diskutieren, nachdem ich nur einige der jüngsten, bedeutenderen Arbeiten auf dem Gebiete und zwar vor allem diejenige HOLMGRENS vorerst berücksichtigt habe.

HOLMGREN (1916) hat versucht den Stammbaum der Arthropoden auszuarbeiten und ist dabei u. a. zu dem Resultat gekommen, dass, obwohl die Xiphosuren und die niedrigsten Crustaceen einige auf Verwandtschaft deutende, gemeinsame Charaktere haben, die Xiphosuren nicht von den Crustaceen und die Crustaceen nicht von den Xiphosuren abgeleitet werden können. Daher, schreibt HOLMGREN, bleibt nur die Möglichkeit übrig, beide Gruppen von einer gemeinsamen Stammgruppe abzuleiten.

Eine solche Stammgruppe bilden nach HOLMGRENS Meinung die Trilobiten (siehe Schema 1) und in bezug auf die Verwandtschaft der Xiphosuren mit denselben schreibt er: "Die Bauverhältnisse der Trilobiten sind nun solche, dass die Xiphosuren von dieser Gruppe hervorgegangen sein können, ja sogar müssen". Für die Richtigkeit dieser Behauptung verweist HOLMGREN auf die 1914 herausgegebene Arbeit KASSIANOWS über die Limulustheorie.

Über die Verwandtschaft der Crustaceen mit den Trilobiten sagt HOLMGREN u. a.: "Ist es nun möglich, dass auch die Crustaceen Trilobitenabkömmlinge sein können? Dabei können die Gehirne uns wenig sagen, indem diejenigen der Trilobiten ja unbekannt sind. Unter



Schema 1, über die Abstammung von Xiphosuren und Phyllopoden von den Trilobiten, nach HOLMGREN.

der Voraussetzung, dass die Xiphosuren von Trilobiten stammen, müssen den letzteren normal entwickelte Globuli und Stiele zugeschrieben werden. Von solchen können durch Rückbildung die rudimentären Globuli und der Globularapparat der Crustaceen entstanden gewesen sein. Eine Umkehrung der Phylogenese ist hier nicht erlaubt, denn solche Globuli-verhältnisse, welche den Trilobiten zugeschrieben werden müssen, können nicht von Crustaceenähnlichen hergeleitet werden. Bestätigt wird die oben dargestellte Ableitung dadurch, dass die Trilobiten I. Antennen besaßen, was sie mehr Crustaceen-ähnlich macht. Kommen hierzu die übrigen Ähnlichkeiten zwischen Phyllopoden und Trilobiten, z. B. die Gnathocoxen und die Spaltfüsse, so ist die Verwandtschaft der beiden Gruppen hier hinreichend motiviert...



Sind indessen gewisse der allerwichtigsten Ausgangspunkte für die Vergleichen Trilobita-Xiphosura oder Trilobita-Crustacea von einer solchen unzweideutigen Beschaffenheit, dass man überhaupt berechtigt ist sich bei einer Stammbaumkonstruktion derselben zu bedienen?

Dies scheint mir durchaus nicht der Fall zu sein!

Was vor WALCOTTS (1911, 1912) ausserordentlich interessanten Funden von kambrischen Merostomaten vielleicht vor allem den Vergleich zwischen Trilobiten und Merostomaten und auch zwischen Crustaceen und Merostomaten erschwert hat, war der Umstand, dass den Merostomaten Antennen fehlten. Die zur Ordnung Limulava WALCOTT gehörenden kambrischen Merostomaten haben jedoch Antennen, Cheliceren aber fehlen ihnen.

KASSIANOW — auf welchen HOLMGREN, wie oben gesagt, für den Beweis hingewiesen hat, dass die Xiphosuren von den Trilobiten hergeleitet werden müssen — schreibt über die Limulaven u. a.: „Die ältesten Merostomen, welche neuerdings von WALCOTT entdeckt sind, haben anstatt der Cheliceren Antennen wie die Trilobiten“. KASSIANOW sagt an einer anderen Stelle in seiner Arbeit, dass die kambrischen Merostomen Antennen wie die Trilobiten und ausserdem eine mit der der Trilobiten übereinstimmende Anzahl cephalothoracale Extremitätenpaare haben.

KASSIANOWS Meinung ist offenbar die, dass die Antennen der Limulaven den Cheliceren der übrigen Merostomaten, den Antennen der Trilobiten und den I. Antennen der Crustaceen entsprechen.

Eigentümlich scheint es mir dann, dass HOLMGREN ohne weiteres auf KASSIANOWS Darstellung der Relation verweist, in welcher die Xiphosuren zu den Trilobiten stehen sollten. HOLMGREN meint ja, wie oben zitiert, dass die Trilobiten I. Antennen haben in Übereinstimmung mit den Crustaceen, aber HOLMGREN hat selbst die Cheliceren von Limulus, nicht mit den I. Antennen der Crustaceen, sondern mit den 2. Antennen derselben homologisiert.

Nach dem, was ich im zweiten Kapitel gezeigt habe, entsprechen indessen die Cheliceren der Cheliceraten den Mandibeln der Mandibulaten. Die Konsequenzen dieser Vergleiche, die darin resultieren, dass die Cheliceren nicht den I. Antennen der Crustaceen entsprechen, sind ja die allerbedeutungsvollsten und liegen klar am Tage. Denn, würde es sich herausstellen, dass die Antennen der Trilobiten den I. Antennen der Crustaceen entsprechen, so können sie nicht den Antennen der Limulaven entsprechen, und dann können auch die cephalothoracalen Extremitätenpaare der Trilobiten nicht denen der Limulaven entsprechen. Würden indessen die Antennen der Trilobiten denjenigen der Limulaven entsprechen, ja, dann können sie nicht mit den I. Antennen der Crustaceen homolog sein und dann können auch die cephalothoracalen Extremitätenpaare der Trilobiten und Crustaceen einander nicht entsprechen.

Was daher diesem Teil des von HOLMGREN konstruierten Arthropodenstammbaumes betrifft, so ist er wenigstens insofern unrichtig, als Cheliceraten und Mandibulaten nicht *beide* von Trilobiten herkommen. Erst wenn der Charakter der Antennen und der cephalothoracalen Extremitätenpaare der Trilobiten völlig befriedigend ermittelt worden ist, so dass eine sichere Grundlage für eine Homologisierung erreicht ist, wird es sich vermutlich entscheiden lassen, ob die Trilobiten Cheliceraten oder Mandibulaten sind.

Die gemeinsame Stammgruppe der Cheliceraten und der Mandibulaten muss also bei noch ursprünglicheren Formen als den bisher bekannten, ältesten Trilobiten gesucht werden. Ob diese Formen sich unerschöpflich für die Wissenschaft zeigen werden oder nicht, muss die Zukunft entscheiden.

Es scheint mir berechtigt zu sein anzunehmen, dass die Arthropoden einen monophyletischen Ursprung haben, oder wenigstens, dass sie von einander sehr nahestehenden Urformen herkommen. Daher ist es ja nur zu erwarten, dass eine ganze Reihe auf Verwandtschaft deutende Ähnlichkeiten zwischen den ursprünglichsten Cheliceraten und den ursprünglichsten Mandibulaten entdeckt worden sind. Ein Stammbaum der Arthropoden würde demnach zeigen, dass die Entwicklungslinien von Cheliceraten und Mandibulaten nach der Basis deutlich konvergieren. So weit kann man seiner Sache gewiss sein, aber einstweilen ist unsere Kenntnis noch allzu mangelhaft, um an einer Stammbaumkonstruktion die gegenseitigen Verwandtschaftsverhältnisse von Cheliceraten und Mandibulaten zuverlässig präzisieren zu können.

### Die Phylognese der Cheliceraten.

Aus Gründen, welche bereits ein paarmal hervorgehoben wurden, bin ich der Meinung, dass man den sämtlichen rezenten Cheliceraten einen gemeinsamen Ursprung zuschreiben muss. Daraus ergibt sich ja auch, dass diese Cheliceraten unter einander mehr oder weniger nahe verwandt sein müssen und dass also die so genannte Limulustheorie insofern auch durch meine Arbeit bestätigt wird. Aber mit der Tatsache, dass die Pantopoden Cheliceraten sind, stehen sie in einer gewissen Verwandtschaft sowohl mit Merostomaten als Arachnoiden. Dies wird ja von besonders grosser Bedeutung für die Limulustheorie, die demzufolge derartig erweitert werden muss dass sie die gegenseitigen Relationen aller drei Cheliceratengruppen umfasst.

Was nun die Pantopoden anbelangt, so habe ich mein Untersuchungsgebiet hauptsächlich auf Studien ihres Nervensystems und die Schlussfolgerungen betreffend Segment und Extremitätenanzahl etc., zu welchen diese geführt haben, sowie auf Untersuchungen ihrer Augen

beschränkt. Der Grund dieser Beschränkung liegt teils darin, dass die Kenntnis, die ich durch die vorerwähnten Untersuchungen über den Bau der Pantopoden erlangte, für mich ausreichend war, um die Probleme lösen zu können, die mich in erster Linie interessierten. Zum Teil ist die Begrenzung auch davon abhängig, dass mir die übrigen Organsysteme bei den ausgewachsenen Pantopoden relativ besser bekannt scheinen, so dass ich mich, ohne erneuerte Untersuchungen, der Darstellung derselben bedienen konnte, die in einer Anzahl früherer Arbeiten vorliegt.

Welche Stellung die Pantopoden innerhalb der Abteilung Chelicerata einnehmen, dürfte also trotz der Begrenzung meiner eigenen anatomischen Untersuchungen doch befriedigend aufgeklärt werden können.

Die Antwort muss sein, dass sie die am weitesten umgewandelte der drei Cheliceratengruppen bilden, selbst wenn sie möglicherweise gewisse uralte Charaktere besitzen.

Die wichtigsten Beweise, die als Stütze für diese meine Behauptung angeführt werden können, sind folgende:

1) KASSIANOW u. a. haben gezeigt, dass von den ursprünglicheren und bis zu den mehr umgewandelten Merostomaten und Arachnoiden eine mehr oder weniger augenfällige Tendenz, aus macruren brachyuren Formen zu entwickeln, vorhanden ist. Im Vergleich zu den Merostomaten und Skorpionen haben die Pantopoden eine sehr reduzierte Segmentanzahl und gehören zu den brachyuren Cheliceraten.

2) Von einer ganzen Reihe Forscher ist oft die Ähnlichkeit zwischen den primitivsten zu Merostomata, Arachnoidea und selbst Trilobita gehörenden Arthropoden in bezug auf das Vorkommen von Gnathocoxen an einer Mehrzahl lokomotorischer Extremitätenpaare in der Nähe des Mundes nachgewiesen worden. Derartige, mit Gnathocoxen versehene, lokomotorische Extremitätenpaare fehlen bei den Pantopoden vollständig.

3) Die Pantopoden haben einen für dieselben sehr charakteristischen Schnabel entwickelt, der durch Verlängerung und Verschmelzung von Körperteilen entstanden ist, und der mit einer Oberlippe und einem zu Mundteilen umgebildeten Extremitätenpaar versehen ist. Die sämtlichen zum Pantopodenschnabel gehörenden Teile, mit Ausnahme vielleicht der Oberlippe, sind homolog mit Körperteilen bei den niedrigsten Arachnoiden, die bei diesen ein ganz anderes Aussehen haben. Der Schnabel mit seinem eigentümlichen Nervensystem, seiner komplizierten Muskulatur und dem Reusenapparat ist dabei natürlich als ein sekundäres Entwicklungsprodukt anzusehen.

4) Das Fehlen besonders entwickelter Atmungsorgane dürfte mit voller Gewissheit sekundär sein.

5) Die kolossale Entwicklung der Divertikel des Mitteldarmes und das Eindringen derselben in die Extremitäten, z. B. in gewissen Fällen



fast durch die ganze Länge der lokomotorischen Extremitäten, ist ebenfalls offenbar sekundär.

6) Das Eindringen der Geschlechtsorgane in die lokomotorischen Extremitäten und die Lage der Ausführungsöffnungen an letzteren müssen als sekundär angesehen werden.

7) Die Cephalisation des Rostralganglions und des Chelicerenganglions ist bei den Pantopoden etwas weiter vorgeschritten als bei den niedrigsten Arachnoiden (den Skorpionen) — siehe zweites Kapitel.

Die vorstehenden Beweise dürften völlig ausreichend sein, um eine Präzisierung der Stellung der Pantopoden als der am stärksten umgewandelten der Cheliceraten zu motivieren. (Mit Ausnahme möglicherweise von Formen, die infolge einer ausgeprägt parasitischen Lebensweise stark rückgebildet sind.)

Nun bleibt noch die Frage, ob es gelingen kann zu beweisen, dass die Pantopoden mit einer der beiden Gruppen, Merostomata und Arachnoidea, näher verwandt sind.

Dass die Pantopoden mit Recht weder als Merostomaten noch als Arachnoiden anzusehen sind, ist nämlich ganz klar. Dazu sind die Abweichungen von diesen beiden Gruppen allzu gross, z. B. was die Segmentanzahl, Anzahl und Charakter der Extremitätenpaare, Schnabel, Mündungen der Geschlechtsorgane etc. betrifft.

Dagegen zeigen die Pantopoden, wie mir scheint, eine unzweideutige Verwandtschaft mit den Arachnoiden, mit welchen sie gewisse, so gut wie vollständige Übereinstimmungen besitzen. Die wichtigsten dieser Übereinstimmungen, welche zugleich die Pantopoden von den Merostomaten unterscheiden, sind: 1) Die Aufteilung des zentralen Nervensystems in Gehirn, untere Schlundganglienmasse und darauf folgende freie Ganglien. Also Ähnlichkeit mit den Skorpionen. Die untere Ganglienmasse besteht, bei den wenigen bisher untersuchten Pantopoden, freilich nicht aus einer Verschmelzung von ebenso vielen Ganglien, wie in der untere Schlundganglienmasse der Skorpione eingebegriffen sind, aber immerhin ist dieser Bau des Pantopodennervensystems dem der Skorpione sehr ähnlich und viel mehr übereinstimmend mit dem Nervensystem der letzteren, als mit dem des *Limulus*, für dessen Bau ich mir erlaube auf LANGS Handbuch zu verweisen. 2) Vielleicht die wichtigste Ähnlichkeit zwischen dem zentralen Nervensystem von Pantopoden und Arachnoiden liegt darin, dass der Bau des Hinterhirns der Hauptsache nach bei den beiden Gruppen identisch ist, während das Hinterhirn des *Limulus* sich bedeutend schwerer mit demjenigen der Pantopoden und Arachnoiden vergleichen lässt. Die Cephalisation des Hinterhirns ist, wie früher gesagt, nur bei den Pantopoden etwas weiter gegangen, als bei den niedrigsten Arachnoiden, den Skorpionen, mit deren Hinterhirn ich dasjenige der Pantopoden verglichen habe (siehe zweites Kapitel).

3) Die Augen der Pantopoden haben sich, wie im dritten Kapitel dargelegt ist, als von demselben charakteristischen Typus, wie die Nebenaugen der Arachnoiden und insonderheit mit den Seitenaugen der Pedipalpen übereinstimmend erwiesen. Mit diesen letzteren zeigen sie, wie bereits bei dem Vergleich zwischen denselben betont wurde, eine Übereinstimmung nicht nur was das wesentliche betrifft, sondern auch in bezug auf eine ganze Reihe Einzelheiten. — Da die Pedipalpen weit weniger umgebildete Cheliceraten sind als die Pantopoden, dürfte die Lage der Seitenaugen der Pedipalpen als primär im Verhältnis zur Lage der Pantopodenaugen anzusehen sein. Der charakteristische mediane Augenhügel der Pantopoden dürfte daher sekundär durch eine Verschmelzung von zwei Seitenhügeln entstanden sein. — Die Seitenaugen der Merostomaten sind ja, wie bekannt, von diesem Augentypus bedeutend abweichende Komplexaugen.

4) Die Mitteldarmdivertikel bei den Pantopoden finden ja, wie von denjenigen, die sich mit Studien über die Phylogenie der Pantopoden beschäftigt haben, schon oft hervorgehoben wurde, ihr nächstes Gegenstück in ähnlichen Divertikelbildungen bei den Arachnoiden.

5) In Übereinstimmung mit den Arachnoiden und im Gegensatz zu *Limulus* entbehren die Pantopoden jeglicher Spaltfüsse.

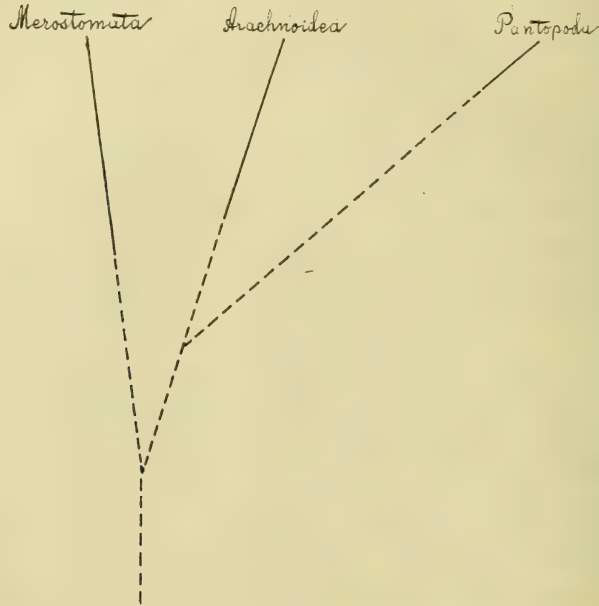
Diese Übereinstimmungen zwischen Pantopoden und Arachnoiden und entsprechende Abweichungen dieser Gruppen von den Merostomaten beweisen, meines Erachtens, dass die Pantopoden mit den Arachnoiden näher verwandt sind, als mit den Merostomaten.

Man muss hierbei besonders darauf Gewicht legen, dass diese, in gewissen Fällen sogar detaillierten Übereinstimmungen zwischen Pantopoden und Arachnoiden tatsächlich existieren, trotzdem die Pantopoden marin und die Arachnoiden terrestrisch sind (abgesehen von gewissen Ausnahmen, welche für diese Beweisführung bedeutungslos sind). Da demnach diese Ähnlichkeiten schwerlich als Konvergenzerscheinungen angesehen werden können, bin ich der Meinung, dass sie auf eine tatsächliche Verwandtschaft zwischen diesen beiden Gruppen hindeuten. Wären dagegen die Pantopoden näher mit den Merostomaten verwandt gewesen, so müsste man gerade aus dem Verhältnis, dass diese Gruppen beide marin sind, erwartet haben, wenigstens leichter Vergleichungspunkte zwischen Merostomaten und Pantopoden, als zwischen Arachnoiden und Pantopoden zu finden. Die Übereinstimmungen erwiesen sich indessen grösser zwischen den Arachnoiden und den Pantopoden.

Die Phylogenese der Cheliceraten dürfte also verhältnismässig zuverlässig so dargestellt werden können wie Schema 2 zeigt.

Was die hypothetischen Urformen der cheliceraten Arthropoden betrifft, so werde ich mich auf irgendwelche theoretischen Spekulationen über den Habitus derselben garnicht einlassen. Der Wert einer Konstruktion von hypothetischen Urpantopodenformen scheint mir in den

meisten Fällen besonders bedeutungslos zu sein, obgleich die Beschäftigung mit solchen bei einigen Forschern sehr beliebt gewesen ist. In der Historik dieses Kapitels findet sich ja eine Musterkarte darüber, wohin die Spekulationen über den Ursprung der Pantopoden führen können und welche bunte Mischung von manchmal wenig begründeten Ansichten darüber aufgeworfen worden sind. Selbst ein so hervorragender Forscher, wie DOHRN, hat ein weitläufiges Gedankensystem über die Abstammung der Pantopoden aufgestellt, und dabei hat DOHRN einen walzenförmigen, annelidenähnlichen Urpantopoden geschaffen, dessen Cha-



Schema 2, die Phylogenes der Cheliceraten darstellend. Ganze Linien bezeichnen bekannte und gestrichelte Linien hypothetische Formen.

raktere er recht eingehend erörtert hat. Von einigen dieser Details bin ich lebhaft überzeugt, dass DOHRN Recht hat, oder wenigstens bis zu einem gewissen Grade Recht hat, aber das Gesamtbild, das er von dem Urpantopoden gegeben hat, muss nichtsdestoweniger als sehr irreführend angesehen werden, denn, wenn auch die ursprünglichsten der seither bekannten Cheliceraten vielleicht garnicht den allernächsten gemeinsamen Vorfahren von Arachnoiden-Pantopoden angehören, sind sie doch von dem von DOHRN zusammengestellten Urpantopoden weit verschieden.

Aus der Verwandtschaft zwischen Pantopoden und Arachnoiden kann man darauf schliessen, dass die Pantopoden eine geologisch sehr alte Gruppe sind und dass sie von einer für Arachnoiden und Pantopoden gemeinsamen Stammgruppe, die unter einer sehr frühen geologischen



Periode gelebt hat, ausgegangen sind. Und zwar, weil die ältesten bekannten, sicheren Arachnoidenfossilien obersilurische Skorpione sind, die in ihrem Bau im grossen ganzen nicht wesentlich von den rezenten Skorpionen abweichen. Diese obersilurischen Skorpione waren indessen nach meiner Ansicht bereits völlig ausgebildet für ein terrestrisches Leben. Darüber liegen freilich verschiedene Meinungen vor, aber sicher ist, dass nichts nachgewiesen worden ist, was eine Annahme stützen könnte, dass sie marin gewesen wären. Da die Pantopoden indessen marin sind, müssen die für sie und die Arachnoiden gemeinsamen Urformen in eine geologische Periode verlegt werden, die wenigstens früher als Obersilur ist. Da ausserdem alle Zwischenformen zwischen Pantopoden und Arachnoiden fehlen und noch keine fossilen Pantopoden bekannt sind, stehen die jetzt lebenden Pantopoden als ein ganz stark isoliertes Überbleibsel einer alten Arthropodengruppe da.

In dieser letzteren Ansicht stimme ich also ziemlich nahe mit DOHRN überein (siehe die Historik), obwohl meine Auffassung im wesentlichen auf anderen Grundlagen fusst, als die seinige. DOHRN scheint mir allerdings auch darin recht gehabt zu haben, dass die nächste Urform der heutigen Pantopoden vor nicht so langer Zeit gelebt habe, und dass die Pantopoden eine in lebhafter Artbildung begriffene Gruppe seien. (Näheres hierüber, siehe in der Historik zu diesem Kapitel und DOHRNS Monographie.)

### **Welche Schlussfolgerungen über gewisse Eigentümlichkeiten im Bau der Pantopoden darf man aus dem, was oben über die Phylogenese der Cheliceraten gesagt wird, ziehen?**

Es sind vor allem zwei sehr bedeutungsvolle Fragen, die hier in den Vordergrund treten, nämlich: 1) welche Arachnoidensegmente entsprechen den postoralen Segmenten der Pantopoden? und 2) ist das Vorkommen von mehreren Paar Geschlechtsöffnungen ein ursprünglicher oder ein sekundärer Charakter?

Im zweiten Kapitel wurde die Segmentanzahl der Pantopoden erörtert, und in demselben Kapitel wurde auch konstatiert, dass die vorderste Körperabteilung und die vordersten postoralen Segmente bei sämtlichen in das Schema aufgenommenen Arthropoden einander entsprachen. Die Anzahl dieser vordersten, einander entsprechenden postoralen Segmente wurde allerdings nicht näher präzisiert, als dahin, dass Cheliceralsegment und Mandibularsegment einander entsprechen. Sicher ist dies wohl auch der Fall mit dem Pedipalpensegment und 1. Maxillensegment. Der Bau des Schnabels bei den Pantopoden macht es ja nicht wahrscheinlich, dass ein Segment zwischen dem Cheliceralsegment und dem von mir "Pedipalpensegment" genannten, darauf folgenden Segment weggefallen sein sollte.

Aber wie steht es mit den darauf folgenden Pantopodensegmenten? Es scheint mir, als wäre es bei dem gegenwärtigen Standpunkt der Pantopodenanatomie und der Pantopodenembryologie unmöglich zu entscheiden, ob die auf das dritte postorale Pantopodensegment folgenden Segmente tatsächlich mit den auf dem Schema mit entsprechenden Ziffern bezeichneten Segmenten bei den Arachnoiden homolog seien oder nicht. Wie an anderer Stelle in diesem Kapitel hervorgehoben wurde, geht meine Ansicht dahin, dass die Pantopoden die am stärksten umgebildeten von sämtlichen Cheliceraten sind und dass ihre ursprüngliche Segmentanzahl reduziert ist. Die Verwandtschaft mit den Arachnoiden macht es ja auch wahrscheinlich, dass eine recht grosse Anzahl Segmente bei den Pantopoden verschwunden sind. Aber wo haben diese nun verschwundenen Segmente ursprünglich ihren Platz gehabt?

Nach dem was im zweiten Kapitel gezeigt wurde sind ja Anzeichen vorhanden, die darauf deuten, dass wenigstens ein Teil derselben zwischen dem Analsegment und dem bei den Imagines der meisten heutigen Pantopoden nächst vorhergehenden, entwickelten Segment gelegen waren. Aber in den allermeisten Fällen ist der Wegfall der Segmente so vollständig erfolgt, dass weder das Studium der Ontogenese der Pantopoden noch das sehr seltene Vorkommen von Segmentrudimenten bei Imagines (eine Ausnahme bildet das rudimentäre Ganglion für das Segment des fünften Gangbeinpaares bei den "octopoden" Pantopoden) die Frage lösen zu können scheint, wo die nun verschwundenen Segmente ursprünglich ihren Platz gehabt haben. Sind diese Segmente nur zwischen dem Analsegment und dem Segment des fünften Ganglienpaares zu finden gewesen? Dies scheint mir kaum wahrscheinlich, denn, sehen wir nur das Verhältnis bei den ursprünglichsten Arachnoiden an, so sind es bei diesen ausschliesslich thorakale Segmente, welche die lokomotorischen Extremitäten tragen. Würde man nach der Reihenfolge die Segmente bei Skorpionen und Pantopoden vergleichen, so würde sich indessen herausstellen, dass die lokomotorischen Extremitäten der Pantopoden ursprünglich teils thorakal, teils abdominal gewesen sein müssen. Bei den Pantopoden ist also, im Vergleich zu den Skorpionen, offenbar nicht nur eine Reduktion von Abdominal- und Postabdominalsegmenten, sondern auch eine Verschiebung nach dahinter liegenden Segmenten der Differenzierung der Extremitätenpaare zu Gangbeinen erfolgt.

Betrachten wir dann die ursprünglichsten bekannten Cheliceraten, so war sogar bei diesen ein sehr grosser Unterschied zwischen Thorakal- und Abdominalextrimitäten vorhanden.

Nun sind indessen die Gangbeine der Pantopoden unter einander ungefähr gleich entwickelt und metamorphosiert. Es scheint mir daher sehr wahrscheinlich, dass die Gangbeine sämtlicher Pantopoden ursprünglich Abdominalextrimitäten gewesen sind und dass demnach auch ein Wegfall von thorakalen Segmenten stattgefunden haben dürfte.

Diese Auffassung scheint mir auch durch den Bau des zentralen Nervensystems bei den Pantopoden gestützt zu werden. Obgleich die Pantopoden so stark umgebildete Cheliceraten sind, könnte man im ersten Augenblick glauben, ihr zentrales Nervensystem zeige zum Teil einen primitiveren Bau als die Skorpione, da das untere Schlundganglion der Pantopoden gewöhnlich nur aus drei zusammengeschmolzenen Ganglien besteht. Das Hinterhirn der Pantopoden ist gleichwohl im Vergleich zu den Skorpionen in seiner Entwicklung weiter vorgeschritten als das Hinterhirn der letzteren, und dies scheint mir darauf deuten zu können, dass die bei den Pantopoden einfachere Zusammensetzung des unteren Schlundganglions nicht ursprünglich ist, sondern von dem Wegfall von Segmenten und dem vollständigen Verschwinden oder einer sehr starken Reduktion der Ganglien dieser Segmente herrühren kann. Ohne leider entscheiden zu können, welche Arachnoidensegmente mit den auf das dritte postorale Segment folgenden Pantopodensegmenten homolog sind, habe ich doch hervorheben wollen, wie wichtig es ist, die vorerwähnten Gesichtspunkte mit in Betracht zu ziehen, wenn es sich um eingehendere Vergleichen zwischen Pantopoden und Arachnoiden handelt.

Die nach wie vor ungelösten Rätsel, welche diese Segmenthomologien bilden, haben mich gezwungen, nur mit grossem Bedenken den Beweis für eine Verwandtschaft zwischen Arachnoiden und Pantopoden aufzunehmen, welchen die von einigen Verfassern hervorgehobene Ähnlichkeit zwischen ihren Gangbeinen geben könnte.

Was die zweite Frage betrifft, ob das Vorkommen von mehreren Paar Ausführungsöffnungen für die Geschlechtsorgane als ein primärer oder sekundärer Charakter anzusehen sei, so habe ich nichts zu ihrer Lösung beitragen können, weil ich nicht im stande war mir geeignetes Untersuchungsmaterial zu verschaffen.

Ohne weiteres anzunehmen, es sei ein ursprünglicher Charakter der Geschlechtsorgane, dass sie durch mehrere Paar von Öffnungen ausmünden, scheint mir zu gewagt, weil es doch denkbar wäre, dass akzessorische Mündungen für die Geschlechtsorgane sich im Zusammenhang mit der Ausdifferenzierung der Divertikel der Geschlechtsorgane nach den Extremitäten ausgebildet hätten. Diese eigentümliche Korrelation der Geschlechtsorgane zu den Extremitäten wird übereinstimmend für eine sekundäre Erscheinung gehalten, und es kann wohl als entschieden angesehen werden, dass sie dies auch wirklich ist.

Die Extremitäten sind stark metamorphosiert. Im Verlauf dieser Metamorphosen hätten die Pantopoden also möglicherweise einen Geschlechtsorgancharakter beibehalten können, der primitiver wäre, als bei allen anderen bekannten Arthropoden und der von einer sehr tief stehenden Urform, vielleicht sogar von einem Anneliden, wie es DOHRN getan hat, abgeleitet werden müsste. Unmöglich ist es nicht, dass dies der Fall ist, da aber noch keine solche Untersuchung über die ontoge-



netische Entwicklung der Pantopodengeschlechtsorgane ausgeführt ist, welche über den Charakter der Ausführungsöffnungen hätte Klarheit gewähren können, so ist die Frage, ob das Vorkommen mehrerer Paar Geschlechtsöffnungen eine ursprüngliche Erscheinung sei oder nicht, zur Zeit noch völlig ungelöst.

Obwohl ich also zur Lösung dieses Problems keinen Beitrag habe liefern können, bin ich der Meinung gewesen, dasselbe nicht ganz übergehen zu dürfen in einem Kapitel, das von der Phylogenie der Cheliceraten handelt; denn das Vorkommen von Cheliceraten mit mehreren Paar Geschlechtsöffnungen ist ja jedenfalls von ausserordentlich grosser Bedeutung für die erweiterte Limulustheorie und für die Frage von dem gemeinsamen Ursprung von Cheliceraten und Mandibulaten.

Könnte nämlich konstatiert werden, dass dieses Vorkommen von mehreren Paar Mündungen für die Geschlechtsorgane der Pantopoden tatsächlich ein ursprünglicher Charakter ist, dann müsste man somit diesen unleugbar annelidähnlichen Charakter nicht nur den gemeinsamen Stammformen der Cheliceraten, sondern natürlich auch der gemeinsamen Stammgruppe von Cheliceraten und Mandibulaten zuschreiben.

---

Indem ich damit diese Arbeit abschliesse, will ich in aller Kürze eine Zusammenfassung der wichtigsten Schlussfolgerungen über die Verwandtschaftsverhältnisse der Arthropoden geben, die mich das Studium der Anatomie und Phylogenie der Pantopoden hat ziehen lassen und die ich in diesem letzten Kapitel dargelegt habe.

In meiner Abhandlung habe ich, aus früher mitgeteilten Gründen, die Onychophoren und die Tardigraden nicht berücksichtigt.

Die übrigen Arthropoden haben wahrscheinlich einen monophyletischen Ursprung oder stammen wenigstens von einander sehr nahestehenden Urformen ab, aber sie sind bei ihrer Phylogonese zwei recht weitgetrennten Entwicklungsrichtungen gefolgt, nach welchen sie in zwei grosse Abteilungen, *Arthropoda chelicerata* und *Arthropoda mandibulata*, eingeteilt werden können.

Zu den cheliceraten Arthropoden gehören die Gruppen *Merostomata*, *Arachnoidea* und *Pantopoda*, und zu den Mandibulaten die Gruppen *Crustacea*, *Myriapoda* und *Hexapoda*.

Gemeinsame Urformen für Cheliceraten und Mandibulaten sind bisher nicht festgestellt und die Trilobiten sind keine derartigen Urformen, sondern sie sind offenbar entweder Cheliceraten oder Mandibulaten.

Die systematische Stellung der Trilobiten kann indessen nicht aufgeklärt werden, bevor der Charakter ihrer Antennen und vorderen Extremitätenpaare festgestellt worden ist.

Die zu der Abteilung *Chelicerata* gehörenden Gruppen sind unter einander verwandt, und entsprechend verhält es sich mit den zur Ab-

teilung Mandibulata gehörenden Gruppen. Sämtliche Cheliceraten resp. Mandibulaten stammen von gemeinsamen, mit Cheliceraten-, resp. Mandibulatencharakteren versehenen Formen ab.

Was die Abteilung Chelicerata betrifft, so ist ihre Phylogenese insofern aufgeklärt, als die Pantopoden näher mit den Arachnoiden, als mit den Merostomaten verwandt sind. Dem Stamme der Cheliceraten entsprossen also zuerst zwei Zweige, nämlich erstens die Merostomaten, zweitens die gemeinsame Urform der Arachnoiden und Pantopoden.

Die rezenten Pantopoden bilden ein ziemlich stark umgebildetes und isoliertes Überbleibsel von einer Tiergruppe, die bereits vor dem Obersilur existiert hat. Man hat gleichwohl bisher keinerlei Fossilien von Pantopoden gefunden, und ebenso sind alle Zwischenformen zwischen Pantopoden und Arachnoiden noch völlig unbekannt.

Auf Grund der Zusammensetzung der Abteilung Cheliceraten nicht nur aus den Gruppen Merostomata und Arachnoidea, sondern auch aus der Gruppe Pantopoda, und auf Grund der Phylogenese der Cheliceraten, muss die sogenannte Limulustheorie erweitert werden, so dass bei der Beurteilung der Probleme, welche die "Theorie" behandelt, auch die Pantopoden berücksichtigt werden müssen. Durch einige der Charaktere der Pantopoden wird die Limulustheorie in ein gewissermassen neues Licht gestellt, und sehr wichtig für die Limulustheorie ist zweifelsohne die Lösung der Fragen, die mit dem Vorkommen mehreren Paare von Geschlechtsöffnungen bei den Pantopoden verknüpft sind.

---

## Verzeichnung der zitierten Literatur.

1888. ADLERZ, GOTTFRID, Bidrag till Pantopodernas morfologi och utvecklings-historia. Stockholm. Bih. Svenska Vet.-Akad. Handl. 13. Bd. Afd. 4. N:o 11.
1884. BERTKAU, PH., Über den Verdauungsapparat der Spinnen. Bonn. Verh. Nat. Ver. 41. Jahrg. Corresp.-Blatt, p. 66—77.
1913. BOUVIER, E.-L., Pycnogonides du »Pourquoi pas?« Paris. 2<sup>e</sup> expéd. Ant-arct. Franç. (1908—1910). Sc. natur.
1903. CARPENTER, G. H., On the relationships between the classes of the Arthro-poda. Dublin. Proc. R. Irish Acad. Vol. 24 B, p. 320—360.
1917. CLAUS, C. & K. GROBBEN, Lehrbuch der Zoologi (9. neubearb. Aufl. des Lehrb. von C. Claus). Marburg in Hessen.
1905. COLE, LEON, J., Ten-legged Pycnogonids, with Remarks on the Classification of the Pycnogonida. London. Ann. Mag. N. H. (7). Vol. 15, p. 405—415.
1911. DOGIEL, V., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. Nervensystem und Drüsen der Pantopodenlarven. Leipzig. Zeit. Wiss. Z. 99. Bd., p. 109—146.
1913. ———, Embryologische Studien an Pantopoden. Ibid. 107. Bd., p. 575—741.
1881. DOHRN, ANTON, Die Pantopoden des Golfes von Neapel und der angren-zenden Meeresabschnitte. Eine Monographie. Leipzig. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, herausg. von der Zoologischen Station zu Neapel. 3. Bd. 4.
1892. GAUBERT, PAUL, Recherches sur les organes des sens et sur les systèmes tégumentaire, glandulaire et musculaire des appendices des Arach-nides. St.-Petersbourg. Ann. Sc. N. (7). Tome 13, p. 31—184.
1905. HANDLIRSCH, A., Vorläufige Notiz über die Phylogenie der Arthropoden. Wien. Anz. Akad. 42. Jahrg., p. 466—471.
1906. ———, Über Phylogenie der Arthropoden. Wien. Verh. Z. Bot. Ges. 56. Bd., p. 88—102.
1914. HILTON, W. A., The Central Nervous System of the Pycnogonid Lecy-thorhynchus. Claremont. Journ. Entomol. Zool. Vol. VI. N:o 3.
1881. 1. HOEK, P. P. C., Report on the Pycnogonida, dredged by H. M. S. Chall-enger during the years 1873—76. Edinburgh. Report on the scientific results of the Voyage etc. Zoology. Vol. III.
1881. 2. ———, Nouvelles études sur les Pycnogonides. Paris. Arch. Zool. expér. et génér. Vol. 9., p. 445—542.
1916. HOLMGREN, NILS, Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Onychophoren, Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insekten. Vorstudien zu einer Phylogenie der Arthropoden. Stock-holm. K. Svenska Vet.-Akad. Handl. 56. Bd. N:o 1.



1898. IHLE, J. E. W., Über die Phylogenie und systematische Stellung der Pantopoden. Leipzig. Biol. Centralbl. 18. Bd., p. 603—609.
1892. JOURDAIN, S., Affinités zoologiques des Pantopodes. Paris. Comptes Rend. Soc. Biol. (9). Tome 4, p. 945—947.
1914. KASSIANOW, N., Die Frage über den Ursprung der Arachnoideenlungen aus den Merostomenkiemen (Limulus-Theorie). Leipzig. Biol. Centralbl. 34. Bd.
1893. KINGSLEY, J. S., The embryology of Limulus. — Part 2. Boston. Journ. Morph. Vol. 8, p. 195—268.
1891. KORSCHULT, E. & K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. 2. Heft. Jena 1892 (erschienen 1891), p. 309—908.
1889. LANG, ARN., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie etc. 9. Aufl. von E. O. Schmidt's Handbuch der vergleichenden Anatomie. Jena. 2. Abth., p. 291—566.
- 1913-1914. ——. Handbuch der Morphologie der wirbellosen Tiere. Zweite bzw. dritte Auflage. Jena. 4. Bd. Arthropoda. 1. 2. 3. Lief. 1913. 4. Lief. 1914.
1904. 1. LANKESTER, E. R., The Structure and Classification of the Arthropoda. London. Q. Journ. Micr. Sc. (2). Vol. 47, p. 523—582.
1904. 2. ——. The Structure and Classification of the Arachnida. Ibid. Vol. 48, p. 165—269.
1904. LOMAN, J. C. C., Pipetta Weberi, n. g., et n. sp., with notes about the proboscis of the Pycnogonida. Leiden. Tijds. Nederl. Dierk. Ver. (2). Deel 8, p. 259—266.
1907. ——. Biologische Beobachtungen an einem Pantopoden. Ibid. Deel 10, p. 255—284.
1904. MC CLENDON, J. F., On the anatomy and embryology of the nervous system of the Scorpion. Woods Hall, Mass. Biol. Bull. Vol. 8, p. 38—55.
1898. MEINERT, FR., Pycnogonida. Copenhagen. The Danish Ingolf-Exped. Vol. 3. Part 1.
1902. MEISENHEIMER, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Pantopoden. 1. Die Entwicklung von Ammothea echinata HODGE bis zur Ausbildung der Larvenform. Leipzig. Zeit. Wiss. Z. 72. Bd., p. 191—248.
1890. MORGAN, T. H., A Preliminary Note on the Embryology of the Pycnogonids. Baltimore. J. Hopkins Univ. Circ. Vol. 9, p. 59—61.
1891. ——. A Contribution to the Embryology and Phylogeny of the Pycnogonids. Baltimore. Stud. Biol. Lab. J. Hopkins Univ. Vol. 5, p. 1—76.
1894. NORMAN, A. M., A Month on the Trondhjem Fiord. London. Ann. and Mag. Nat. Hist. (6). Vol. 13.
1886. OUDEMANS, A. C., Die gegenseitige Verwandtschaft, Abstammung und Classification der sogenannten Arthropoden. Leiden. Tijds. Nederl. Dierk. Ver. (2). Deel 1, p. 37—56.
1905. POLICE, G., Sui centri nervosi dei cheliceri e del rostro nello Scorpione. Napoli. Boll. Soc. Natural. Vol. 18, p. 130—135.
1912. RICHTERS, F., Eine Pantopodenlarve von Gabelsflach (Kieler Förde). Jena. Z. Jahrb. Suppl. 15. Bd. 1, p. 45—50.
1887. SAINT-REMY, G., Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Paris. Arch. Zool. expér. et gén. Tome 5. Suppl.
1891. SARS, G. O., Pycnogonida. Den Norske Nordhafs-Exped. 20. Bd.

1913. SCHEURING, LUDW., Die Augen der Arachnoideen. I. Jena. Z. Jahrb. Abt. Anat. etc. 33. Bd., p. 553—636.
1914. ——. Die Augen der Arachnoideen. II. Ibid. 37. Bd., p. 369—464.
1884. SCHIMKEWITSCH, W., Étude sur l'anatomie de l'Epeire. Paris. Ann. Sc. Nat. (6). Tome 17. Art. no. 1.
1906. ——. Über die Periodizität in dem System der Pantopoda. Leipzig. Z. Anz. 30. Bd., p. 1—22.
1908. ——. Über die Pantopoden von St. Vaast-la-Houge und Roscoff. Pétersbourg. Annuaire Mus. Z. Tome 13, p. 427—436.
1911. SOKOLOV, I., Über den Bau der Pantopodenaugen. Leipzig. Zeit. Wiss. Z. 98. Bd.
1911. WALCOTT, CH. D., Cambrian geology and palæontology. 2. No. 2. — Middle Cambrian Merostomata. Washington. Smithon. Misc. Coll. Vol. 57, p. 17—40.
1912. ——. Cambrian geology and palæontology. 2. No. 6. Middle Cambrian Branchiopoda, Malacostraca, Trilobita, and Merostomata. Ibid. Vol. 57, p. 145—243.
1886. WEISSENBORN, BERNH., Zur Phylogenie der Arachnoiden. Jena. Zeitschr. Naturw. 20. Bd., p. 33—119.
-

## Erklärung der Tafeln.

Mit Ausnahme von Fig. 45 sind sämtliche Figuren unretuschierte Mikrophotographien von Schnitten.

### Taf. IX.

- Fig. 1. *Nymphon brevirostre* HODGE. Zusammenstellung von drei Photographien von zwei in derselben Sagittalschnittserie auf einander folgenden Schnitten. Vergl. Textfig. 4. Von dem unter dem Augenhügel — *Ah* gelegenen Gehirn — *G* geht der Rostralnerv — *Rn* aus, tritt in den Schnabel ein und setzt sich hier in das zweite Oesophagealganglion — *2 oegl* — hinein fort. Gleich vor dem Eintritt in dieses Ganglion teilt sich der Rostralnerv in einen äusseren und einen inneren Zweig, vergl. Textfig. 12 und 13. *DdCh* — Mitteldarmdivertikel nach der einen Chelicere; *gnr* — gangliöser Nervenstamm des oberen Schnabelantimers; *Md* — Mitteldarm; *Oe* — Oesophagus; *oeglm* — letztes Ganglion im gangliösen Nervenstamm des oberen Schnabelantimers, welches das durch den Schlundring hindurchdringende Muskelbündel innerviert. Schnittdicke 3,5  $\mu$ . Vergr. 153  $\times$ .
- Fig. 2. *N. grossipes-mixtum* KR. Querschnitt durch die Spitze des oberen Schnabelantimers. *Ob* — Oberlippe; *Obgl* — Oberlippenganglion; *com* — Kommissur zwischen den Oberlippenganglien. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 166  $\times$ .
- Fig. 3. *N. brevirostre*. Sagittalschnitt durch die Schnabelspitze, um das zweite Oesophagealganglion — *2 oegl* — des oberen Antimers mit seinen zwei vorwärtsgerichteten medianen Konnektiven zu zeigen, vergl. Textfig. 4. Ausserdem ist der hintere Muskel der Oberlippe zu sehen. Schnittdicke 3,5  $\mu$ . Vergr. 265  $\times$ .
- Fig. 4. *N. brevirostre*. Sagittalschnitt durch den Schnabel. Das eine untere Antimer. Der Schnabelspitze zunächst sieht man das 1. Oesophagealganglion — *1 oegl* — mit den beiden Konnektiven zum 2. Oesophagealganglion — *2 oegl* (vgl. Textfig. 4) und bei *a* die Stelle, wo das Konnektiv nach dem vorderen Pedipalpganglion ausgeht (vgl. Textfig. 8).

Darauf das zweite Oesophagealganglion mit einem Teil des Konnektivs — *Con* — nach dem 2. Oesophagealganglion des oberen Schnabelantimers. Auf das zweite Oesophagealganglion folgt ein Teil des gangliösen Nervenstammes — *Gnua* — mit mindestens 5 deutlichen, muskelinnervierenden Konnektiven. Schnittdicke 3,5  $\mu$ . Vergr. 265  $\times$ .



## Taf. X.

- Fig. 5. *N. grossipes-mixtum*. Sagittalschnitt durch die Spitze des oberen Schnabelantimers, die Oberlippe mit ihren zwei Muskeln zeigend (vgl. Textfig. 5). Schnittdicke 11  $\mu$ . Vergr. 153  $\times$ .
- Fig. 6. *N. brevirostre*. Sagittalschnitt durch den Schnabel, die dreieckige Anschwellung des gangliösen Nervenstammes des unteren Schnabelantimers — *dglai* — bei der unteren Insertion des Schnabels — *u Si* — zeigend (vgl. Textfig. 4). *o Si* — obere Insertion des Schnabels. Schnittdicke 3,5  $\mu$ . Vergr. 160  $\times$ .
- Fig. 7. *N. brevirostre*. Sagittalschnitt durch den Schnabel, den Pedipalpnerv — *Ppn* — in einem der unteren Antimeren zeigend (vgl. Textfig. 12). *gnua* der gangliöse Nervenstamm des unteren Antimers. *2 oegl* — das 2. Oesophagealganglion. Schnittdicke 3,5  $\mu$ . Vergr. 153  $\times$ .
- Fig. 8. *Anoplodactylus petiolatus* KR. Sagittalschnitt. *Ah* — Augenbügel; *Dd Ch* — Mitteldarmdivertikel zu einer der Cheliceren; *G* — Gehirn; *gnr* — gangliöser Nervenstamm des oberen Antimers; *hy* — Hypodermis; *Oemü* — Mündung des Oesophagus in den Mitteldarm; *Rn* — Rostralnerv; *S* — Schnabel; *Sugl* — unteres Schlundganglion. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 166  $\times$ .
- Fig. 9. *N. brevirostre*. Sagittalschnitt durch das zweite Oesophagealganglion — *2 oegl* eines unteren Antimers, die proximalen Teile der beiden Konnektive nach den Pedipalpganglien zeigend (vgl. Textfig. 4). *con* — Konnektiv zwischen den Pedipalpganglien und dem 2. Oesophagealganglion (*v* und *h* resp. Konnektiv nach dem vorderen und hinteren Pedipalpganglion). Schnittdicke 3,5  $\mu$ . Vergr. 265  $\times$ .
- Fig. 10. *Colossendeis proboscidea* SAB. Sagittalschnitt durch den Oesophagus, die eine Seite des bei der Umbiegung des Oesophagus — *umb* (bei der Mündung des Oesophagus in den Mitteldarm) liegenden, muskelinnervierenden Doppelganglions — *Oeglm* des gangliösen Nervenstammes — *gnr* im oberen Antimer zeigend (vgl. Taf. IX, Fig. 1). *mn* — proximaler, mit Ganglienzellen versehener Teil eines Nerven nach einem der starken Muskelbündel, die den Schlundring durchdringen. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 70  $\times$ .

## Taf. XI.

Die Photographien Fig. 13, 14, 15, 16 sind von einer und derselben Horizontalschnittserie durch *N. grossipes-mixtum* genommen. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 166  $\times$ .

- Fig. 11. *N. grossipes-mixtum*. Querschnitt durch den Schnabel bei der oberen Schnabelinsertion. Fig. 11 sucht die Lage der Schnabelnerven im Verhältnis zu den gangliösen Nervenstämmen des Schnabels am basalen Teil des Schnabels zu zeigen (vgl. Textfig. 4).

*Ch* — Cheliceren; *DdR* — die beiden Darmdivertikel des Rostums; *gnr* — gangliöser Nervenstamm des oberen Schnabelantimers; *gnua* — gangliöser Nervenstamm eines unteren Schnabelantimers; *Ppn* — Pedipalpnerv; *Rn* — Rostralnerv. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 65  $\times$ .

- Fig. 12. *Nymphon strömii* KR. Einen Querschnitt durch das Hinterhirn, die Neuropilemkerne des Chelicerenganglions — *Chnk* und des Rostralganglions — *Rnk* zeigend. *Oe* — Oesophagus. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 166  $\times$ .
- Fig. 13. Horizontalschnitt durch das Hinterhirn, dieselben Neuropilempartien, wie die vorhergehende Fig. zeigend. *Chn* — Chelicerennerv.
- Fig. 14. Zeigt die paarige Wurzel des Rostralnerven — *Rn*.
- Fig. 15. Der Austritt des Rostralnerven — *Rn* und der Chelicerennerven aus dem Gehirn. Die Fig. zeigt auch Konnektivverbindung zwischen den Neuropilemkernen des Rostralganglions und des Chelicerenganglions und wie diese Neuropilemkerne ohne Grenze in das Neuropilem des Vorderhirns übergehen, wovon etwas am oberen Teil der Figur zu sehen ist.
- Fig. 16. Der eine und Spuren von dem zweiten der vom Hinterhirn ausgehenden Nerven — *3 n*, die das Nervenpaar Nr. 3 bilden. Auf der einen Seite sieht man einen Teil von einem der Nerven Nr. 5 — *5 n*, und median ganz unten in der Fig. und nicht bezeichnet, einen Schnitt durch den Rostralnerv. *Dd* — das nach vorwärts gerichtete Mitteldarmdivertikel der einen Seite; *Oe* — Oesophagus, ein äusserst dünner Teil der dorsalen Wand desselben; *umb* — Umbiegung der Darmkanalwand bei der Mündung des Oesophagus in den Mitteldarm.
- Fig. 17. *Anoplodactylus petiolatus*. Sagittalschnitt, die durch den Schlundring dringende Muskelfaser — *m* der einen Seite mit ihrer hinteren Anheftung an das Bindegewebe dorsal vom Mitteldarm zeigend. Vgl. Fig. 8, Taf. X. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 222  $\times$ .

## Taf. XII.

- Die Photographien, Fig. 18, 19, 22, sind einer und derselben Horizontalschnittserie durch *N. grossipes-mixtum* entnommen, wie Fig. 13, 14, 15, 16 Taf. XI. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 166  $\times$ .
- Fig. 18 und Fig. 19. Schnitt durch das Gehirn am proximalen Teil des Schlundringes, den Austritt der Nerven Nr. 5 — *5 n* aus dem Gehirn zeigend. *Rn* — Rostralnerv.
- Fig. 20. *Boreonymphon robustum* BELL. Sagittalschnitt, die Lage des Gehirns und des unteren Schlundganglions zu einander und den bei dieser Art vom Schlundring ausgehenden Nerv Nr. 5 — *5 n*, zeigend. *Pn* — Palpnerv. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 70  $\times$ .
- Fig. 21. *Nymphon leptochelae* SARRS. Horizontalschnitt durch das untere Schlundganglion, der zeigt, dass dieses aus 3 Ganglien, nämlich dem Ganglion der Eierträger — *Egl*, dem Palpganglion — *Pgl* und dem Ganglion der unteren Schnabelantimeren — *Usgl* besteht. Von dem letztgenannten Ganglion sieht man einen der Pedipalpnerven — *Ppn* ausgehen. Schnittdicke 10  $\mu$ . Vergr. 153  $\times$ .
- Fig. 22. Unteres Schlundganglion. In der Figur sind nur die beiden hinteren Ganglien desselben, das Ganglion der Eierträger — *Egl*, das Palpganglion — *Pgl* und die beiden ausgehenden Pedipalpnerven — *Ppn* zu sehen.
- Fig. 23. *B. robustum*. Sagittalschnitt, den Austritt eines der Pedipalpnerven — *Ppn* aus dem vordersten der drei Paar Neuropilemkerne des unteren Schlundganglions zeigend. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 70  $\times$ .

- Fig. 24. *Decalopoda australis* EIGHT. Sagittalschnitt, der die drei Neuropilemkerne der einen Seite des unteren Schlundganglions zeigt. Der vorderste, linke — *Usnk* gehört zum Ganglion der unteren Schnabelantimeren, der mittlere — *Pnk* gehört zum Palpganglion und der hintere, rechte — *Enk* gehört zum Ganglion der Eierträger. *Pn* — Schnitt durch den Palpnerven. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 70  $\times$ .

### Taf. XIII.

- Fig. 25. *Heterometrus cyaneus* C. L. KOCH. Querschnitt durch das Gehirn, die Lage der Neuropilemassen des Hinterhirns zu einander im distalen Teil des Hinterhirns zeigend. *RNeu* — die dorsal vom Oesophagus — *Oe* gelegene, brückenförmige Neuropilemasse des Rostralganglions. Zu beiden Seiten des Neuropilems des Rostralganglions sieht man die Neuropilemkerne des Chelicerenganglions — *Chnk* (die Bezeichnung ist in der Fig. nur bei dem rechten Neuropilemkern ausgesetzt). Schnittdicke 5  $\mu$ . Vergr. 50  $\times$ .
- Fig. 26, 27, 28, 29 sind. Photographien von Schnitten von einer und derselben Horizontalschnittserie durch ein Gehirn von *Heterometrus cyaneus*. Fig. 26 und 27 durch die oberen, Fig. 28 und 29 durch die mittleren Teile des Hinterhirns. Schnittdicke 5  $\mu$ . Vergr. 50  $\times$ .
- Fig. 26. In dieser Figur sieht man ein paar mittelständige Ganglienzellenloben — *RglL*, welche dem dorsalen Teil des Rostralganglions angehören. Dicht vor und mitten zwischen diesen Loben sieht man einen Schnitt durch den Rostralnerven — *Rn*. Vor dem Rostralnerv der Oesophagus — *Oe*. In den Seiten des Hinterhirns liegen ein paar äussere Ganglienzellenloben — *ChglL*, je eine auf jeder Seite des Rostralganglions, die dem dorsalen Teil des Chelicerenganglions angehören und in deren nach vorn (im Verhältnis zur Längsachse des Tieres) gerichteten Partie die Wurzeln der Chelicerennerven zu sehen sind. *Chn* — Chelicerennerv. Die dunklen Neuropilempartien im unteren Teil der Figur gehören zum Vorderhirn.
- Fig. 27. In dieser Fig. sieht man infolge eines Risses eine sehr deutliche Grenze zwischen Vorder- und Hinterhirn. Die Figur zeigt die dorsalen Partien vom Neuropilem des Hinterhirns. *RNeu* — Neuropilempartie des Rostralganglions, vor welcher ein Schnitt durch die paarige Wurzel des Rostralnerven zu sehen ist. *Chnk* — Neuropilemkern im Chelicerenganglion.
- Fig. 28. Zeigt die beiden Kommissuren des Rostralganglions, die vordere — *v com* und die hintere — *h com*. Ausserdem sieht man einen Teil der Konnektivverbindung des Rostralganglions mit dem Vorderhirn. *Chnk* — Neuropilemkern im Chelicerenganglion.
- Fig. 29. Schnitt auf demselben Niveau wie die dorsale Wand des Oesophagus. Zeigt die besonders deutlichen Neuropilemkerne des Rostralganglions — *Rnk* und ihre Konnektivverbindung mit dem Vorderhirn und ebenfalls, auf der linken Seite der Figur, mit dem Neuropilem des Chelicerenganglions. *Chnk* — Neuropilemkern im Chelicerenganglion, mit Konnektivverbindung mit dem Neuropilem des Vorderhirns und dem des Rostralganglions.
- Fig. 30. *N. grossipes-mixtum*. Querschnitt durch ein auspigmentiertes Seitenauge, etwas defekt, weil die distalen Enden der glaskörperbildenden



Zellteile von der Längsrinne der Linse losgerissen sind. Die Fig. gibt eine allgemeine Orientierung von den Geweben des Seitenauges und zeigt (rechts in der Fig.) deutlich die äussere und innere Augenmembran. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 217  $\times$ .

#### Taf. XIV.

- Fig. 31. *N. strömii*. Sagittalschnitt, den Austritt des Sehnerven aus dem Gehirn zeigend. In der Verzweigungsstelle des Sehnerven sieht man das kleine, von DOHRN beschriebene Ganglion — *Ogl.* *SeAu* — Seitenauge; *Onz* — Sehnervenzweig nach dem einen (in der Fig. dem rechten) Seitenauge. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 167  $\times$ .
- Fig. 32. *N. strömii*. Sagittalschnitt durch die eine Seite des Augenhügels, der Lage der Seitenaugen und des Sehnerven im Verhältnis zu einander und zum Gehirn — *G*, und vor allem die Verzweigung des Sehnerven in drei Zweige — *Onz* zeigend, von welchen Zweigen Nr. 1 nach einem Seitenauge (dem linken in der Figur), der Zweig Nr. 2 nach dem Gipfelauge und der Zweig Nr. 3 nach einem Seitenauge (dem rechten in der Figur) läuft. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 120  $\times$ .
- Fig. 33. *N. grossipes-mixtum*. Sagittalschnitt. *Ah* — Augenhügel; *gitre* — das »Gitterwerk«, das durch die Stäbchengebilde der durchschnittenen Retinazellen gebildet wird; *Li* — Linse. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 215  $\times$ .
- Fig. 34. *N. grossipes-mixtum*. Sagittalschnitt, die Orientierung der Retina im Seitenauge nach der stärksten Linsenverdickung zeigend. Die Dicke der Linse ist in der Fig. etwas übertrieben, weil der Schnitt durch dieselbe etwas schräg getroffen hat. *Li* — Linse; *rek* — Retinazellkern; *rest* — Stäbchenschicht der Retina. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 167  $\times$ .
- Fig. 35. *N. strömii*. Exemplar in der Häutung. Sagittalschnitt durch den Augenhügel — *Ah*. Zwischen den beiden Seitenaugen — *SeAu*, sieht man den Nerven — 3 *Onz* (Vgl. Fig. 32) nach dem Gipfelauge; auch von der Verzweigung des Nerven unter den Retinazellen sieht man einen Teil. Von den Retinazellen treten eigentlich nur einige Kerne deutlich hervor. Deutlich ist der schwache Pigmentbecher des Gipfelauges zu sehen — *Gipib*. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 152  $\times$ .
- Fig. 36. *N. grossipes-mixtum*. Querschnitt durch ein auspigmentiertes Seitenauge, die Linsenrinne, die Lage der Hypodermiszellen zu dieser und dem »Glaskörper« zeigend. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 322  $\times$ .

#### Taf. XV.

- Fig. 37. *N. strömii*. Sagittalschnitt durch ein Seitenauge, Form, Pigmentschicht, Tapetum und Retina des Auges zeigend. Die Retinazellen haben sehr lange »Stäbchengebilde«. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 167  $\times$ .
- Fig. 38. *N. grossipes-mixtum*. Querschnitt durch zwei entpigmentierte Seitenaugen. Die Photographie bezweckt speziell die innere und äussere Augenmembran zu zeigen, und einen Überblick vom Bau des Pantopodenseitenauges zu gewähren. *äuamem* — äussere Augenmembran;

- iamem* — innere Augenmembran; *Glkr* — Glaskörper; *hyi* — innere Hypodermiszellen; *hyäu* — äussere Hypodermiszellen; *Lif* — Linsenfurche; *pik* — Pigmentzellkern. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 265  $\times$ .
- Fig. 39. *Decalopoda australis*. Medianschnitt durch ein Seitenauge, Retina, Tapetum — *T* und Pigmentschicht — *pi* desselben zeigend. Die Retinazellkerne — *rek* und die »Stäbchenbilde« der Retina — *rest* treten auf dem Bilde recht deutlich hervor. Ausserdem sieht man die weitere Verzweigung des zu diesem Seitenauge gehörenden Sehnervenzweiges — *Oz* und das Eindringen der dünnen Nervenfaserbündel — *Ofa* durch Pigmentschicht und Tapetum. An gewissen Stellen kann man auch beobachten, wie diese dünnen Nervenfaserbündel *zwischen* die Spitzen der Retinazellen eindringen. *orAu* — der innerste dorsale Teil des Auges, der meistens einen derartigen Winkel auf die Mitte des Augenhügels zu bildet. Schnittdicke 5,5  $\mu$ . Vergr. 167  $\times$ .
- Fig. 40. *N. leptocheles*. Querschnitt durch den Augenhügel, die Lage der 4 Seitenaugen im Verhältnis zu einander zeigend. An dem mit *x* bezeichneten Seitenauge sieht man die regelmässige und von der Linsrinne — *Lif* unabhängige Anordnung der Retinazellen (Auf dem Schnitt 5 Retinazellen). Schnittdicke 3,5  $\mu$ . Vergr. 167  $\times$ .
- Fig. 41. *N. grossipes-mixtum*. Querschnitt durch den Gipfel des Augenhügels — *Ah* und eines der Gipfelaugen — *Gi*. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 192  $\times$ .
- Fig. 42. Das Bild ist eine stärkere Vergrösserung desselben Schnittes durch das Gipfelauge, der in der vorhergehenden Figur zu sehen ist.
- Leider ist die Hypodermis des Augenhügels bei der Schnittzerlegung der dicken Cuticulapartien zerfetzt worden, aber die Fig. zeigt dennoch die Linsengrube — *Ligr* und gleich rechts von *y* die Kontaktfläche zwischen der äusseren und inneren Hypodermissschicht des Gipfelauges. Vergr. 322  $\times$ .
- Fig. 43. *N. grossipes-mixtum*. Querschnitt durch den Gipfel des Augenhügels. Der Schnitt hat etwas schräg getroffen, was aus Fig. 41, einer Photographie eines anderen zu derselben Serie gehörenden Schnittes, hervorgeht.
- Auf dem Bilde sieht man einen Querschnitt durch ein entpigmentiertes Gipfelauge, seine Pigmentzellschicht — *pi* und innere Hypodermissschicht — *hyi* zeigend. Innerhalb dieser Schichten liegen die Retinazellen, welche stark vakuolisiert sind, so dass nur die Kerne wahrgenommen werden können. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 216  $\times$ .
- Fig. 44. *N. strömii*. Exemplar in der Häutung. Sagittalschnitt durch den Augenhügel, dessen Cuticula bei der Schnittfärbung weggefallen ist.
- Zwischen den Seitenaugen — *SeAu* sieht man den Nerv — *3 Onz* nach dem Gipfelauge — *Gi*. Auf diesem Bild sieht man die Verzweigung des Nerven innen zwischen den Retinazellen des Gipfelauges deutlicher als in Fig. 35. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 152  $\times$ .

## Taf. XVI.

- Fig. 45. Photographie von Fig. 12, Tafel 37 in SCHEURINGS Arbeit (1913). Diese Photographie ist etwas kleiner als die Originalfigur, so dass das Schnittbild 180  $\times$  vergrössert ist. Von der Zeichnung schreibt SCHEURING: »Längsschnitt (schief zur Längsachse der Körper) durch die Seiten-

augen von *Typopeltis stymponi*. 10  $\mu$ .» Hämalaun nach BÖHMÉR (HANSEN). 200 : 1. Ok 2 Winkel, Obj. C. ZEISS, Edingerscher Zeichenapparat. *Glk* — Glaskörper. *Hy* — Hypodermis. *L* — Linse. *PR* Postretina. *PRM* — postretinale Membran. *PrM* — präretinale Membran. *R* — Retina. *T* — Tapetum.

Fig. 46. *N. strömii*. Exemplar in der Häutung. Sagittalschnitt, die Lage der drei Augen auf der einen Seite des Augenhügels im Verhältnis zu einander zeigend, die inneren Schichten der Augen sowie die innere — *iamem* und äussere — *äuamem* Augenmembran des Gipfelauges zeigend. Ausserdem sieht man Pigment in den Hypodermiszellen des Augenhügels. Die Augen sind von »Blut« — *bl* umspült. *hy* — Hypodermis des Augenhügels; *pi* — Pigmentschicht des einen Seitenauges; *re* — Retina des Gipfelauges; *rek* — Kern in der Kernschicht der Retina des einen Seitenauges; *rest* — Stäbchenschicht in der Retina desselben Seitenauges. *T* — Tapetum. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 215  $\times$ .

Fig. 47. *N. strömii*. Photographie eines Schnittes aus derselben Serie wie die der vorhergehende Fig. Sagittalschnitt, die Lage der drei Augen auf der einen Seite des Augenhügels im Verhältnis zum Gehirn und dem von demselben ausgehenden Sehnerven zeigend, *bl* — Blut; *G* — Gehirn; *Gi* — Gipfelauge; *hy* — Hypodermis des Augenhügels. Schnittdicke 4,5  $\mu$ . Vergr. 120  $\times$ .

Diese Fig. wie auch Fig. 46 ist bestimmt mit Fig. 45 verglichen zu werden.

Gedruckt <sup>9</sup>/<sub>3</sub> 1918.











# Studien über die Süsswasserfauna Spitzbergens.

Beitrag zur Systematik, Biologie und Tiergeographie der Crustaceen und Rotatorien.

Von

OSSIAN OLOFSSON

(Uppsala).

Mit 69 Textfiguren.

## Einleitung.

Während eines Aufenthaltes auf Spitzbergen im Sommer 1909 hatte ich mehrmals Gelegenheit zu beobachten, dass ein reiches, schon makroskopisch wahrnehmbares Kleintierleben in den kleinen Süssgewässern vorhanden war. Als ich im folgenden Jahre (1910) diese Gegenden wieder besuchen konnte, entschloss ich mich daher die Süsswasserfauna näher zu untersuchen; um so mehr als ich von meinem früheren Besuche her eine Menge für eine solche Untersuchung geeigneter Gewässer kannte, und alle früheren Mitteilungen über die Süsswasserfauna Spitzbergens besonders fragmentarisch waren.

Meine Absicht war dabei, die Untersuchung so einzurichten, dass ich gewiss sein konnte, teils so weit möglich alle die Tierformen, die in einer Wasseransammlung vorhanden waren, zu erhalten, teils ihr resp. planktonisches, litorales etc. Vorkommen innerhalb derselben zu bestimmen, teils auch die hydrographischen, physikalischen und Vegetationsverhältnisse der Gewässer kennen zu lernen, um sie in Zusammenhang mit einander zu stellen.

Da ich weiter ganz natürlich den Wunsch hegte, auf die biologischen Verhältnisse das Hauptgewicht zu legen, suchte ich, so weit als möglich, die Fänge für jedes Gewässer während des Sommers zwei- oder mehrmals zu wiederholen. Hierbei hoffte ich ein möglichst klares Bild der Fortpflanzungsverhältnisse der verschiedenen Arten und des Entwicklungsverlaufes der Fauna vom Frühling bis zum Herbst überhaupt zu erhalten.

Zufolge der grossen Ausdehnung des Untersuchungsgebietes (mehr als 200 km Länge) und der Schwierigkeit, zu jeder beliebigen Zeit von einer Gegend nach der anderen zu gelangen, war es mir jedoch nicht möglich, jedes Lokal zweimal zu besuchen.

Im Folgenden werde ich einen kurzen Bericht über die Methoden, deren ich mich beim Einsammeln bedient habe, erstatten, was ich für unumgänglich notwendig halte, um dem Leser ein Urteil über die Schlussfolgerungen zu erleichtern. Solche Berichte fehlen gar zu oft in der einschlägigen Literatur.

Die Netze, deren ich mich bediente, waren übereinstimmend mit dem "kleinen Netz" HENSENS und APSTEINS und hatten eine 25 cm weite Öffnung und eine Tiefe von etwa 50 cm. Einige Netze waren aus Müllergaze Nr. 9 hergestellt, andere aus Müllergaze Nr. 25. Diese waren zunächst für grössere und schnellere Tiere bestimmt, jene für alle die kleineren.

Mit diesen Netzen nahm ich in der Regel 6 Proben aus jedem Kleingewässer, und zwar teils eine mit jedem Netz (1 und 2) in freiem Wasser, ohne mit dem Netz Ufer und Boden zu berühren, und so, dass kein aufgewühlter Schlamm in dasselbe eindrang; teils eine mit jedem Netz (3 und 4), indem ich damit die Moosvegetation, welche gewöhnlich die Wasseransammlungen einfasst, abstreifte bzw. an derselben entlang fuhr; teils eine, in der Weise erhalten, dass ich zuerst ein Gefäss in die seichte Moosvegetation an den Ufern hineindrückte, bis es mit Wasser gefüllt war, und dann dieses bestimmte Quantum Wasser durch ein Netz aus Müllergaze Nr. 25 passieren liess (5); teils eine mit dem Netze Nr. 25 entnommene Bodenprobe (6).

Diese Proben wurden zum grössten Teil durch Zusatz von Formalin konserviert. Ein Teil wurde jedoch in etwa 70 %-igem Alkohol aufbewahrt. Alkohol wurde besonders für die crustaceenreicheren Proben, die mit dem Netz Nr. 9 genommen waren, angewendet.

Die Netze hatten keine Eimer und wurden, nachdem sie umgewendet waren, nach jeder Probe sorgfältig gespült.

In Grossgewässern bediente ich mich eines Zeugbootes, um auf die tieferen Stellen hinaus zu gelangen, und unternahm von diesem aus vertikale und horizontale Fänge sowohl mit dem Netz Nr. 9 als mit Nr. 25. Für die Bodenproben wurde hierbei ein kleiner rektangulärer Dretsch angewendet.

Gleichzeitig mit den Proben wurden mit dem Thermometer Temperaturbestimmungen im Schatten ausgeführt. In tieferem Wasser wurde die Temperatur von heraufgeholt, etwa  $\frac{3}{4}$  Liter grossen Wasserproben bestimmt, und zwar unmittelbar nach Entnahme der Proben. Hierbei wurde eine wie MEYERS Stöpselflasche konstruierte Glasflasche mit enger Öffnung angewendet.

Beim Einsammeln suchte ich im übrigen nach Möglichkeit Beobachtungen über das Vorkommen und die Lebensweise der Tiere, ihr Verhältnis zu Beleuchtung, Tiefe u. s. w. zu machen.

Die Höhe der Gewässer über dem Meere wurde entweder mittels des ELFVINGSchen Spiegels oder durch Barometerbeobachtungen bestimmt.

Die Sammlungen wurden während der Zeit vom 8. Juli bis zum 24. August 1910 gemacht und umfassen also den grössten Teil der Zeit, in welcher die Entwicklung im Süsswasser hier fortgehen kann. Ergänzende Sammlungen sind später, sowohl im September desselben Jahres, wodurch auch der letzte Teil der Vegetationsperiode bekannt geworden ist, als auch während einiger folgenden Sommer gemacht worden. Für diese Sammlungen bin ich zunächst den Herren Dr. Phil. BERTIL HÖGBOM und Cand. Phil. ERIK A:SON STENSIÖ, sowie den Norwegern Herren E. JENSEN und H. NORBERG zu grossem Dank verpflichtet. Als Leiter der schwedischen Expeditionen nach Spitzbergen von 1909 und 1910 hat Dr. HÖGBOM allseitig meine Untersuchungen gefördert, und bin ich ihm dafür warmen Dank schuldig.

Das Material, das ich in dieser Weise erhalten habe, hat sich meistens als durchaus genügend erwiesen. Was die Entomotraken anbelangt, so bin ich durch dasselbe imstande gewesen, ziemlich eingehend und mit relativer Bestimmtheit über ihre allgemeine Biologie, ihre Fortpflanzung, Variationen, ihr Vorkommen u. s. w. zu berichten. Das Gleiche gilt auch von einem Teil der biologisch interessanteren Rotatorien.

Nach einer Übersicht über die Lage, die Natur- und klimatischen Verhältnisse des Untersuchungsgebietes und einem kurzen Vergleich mit dem von EKMAN (1904) genau untersuchten arktischen Gebiet in den nordschwedischen Hochgebirgen werde ich im Folgenden zunächst eine monographische Behandlung der verschiedenen Gewässer bringen. Hierbei werde ich Fanglisten über alle Tiere, die in jedem Gewässer gefunden sind, liefern. Die Tiergruppen, denen ich keine ausführliche Behandlung widme, sowie die Algen, sind nur nach der Gattung oder Familie bestimmt. Eine nähere Bestimmung entbehrt für diese Arbeit jegliches Interesse.

Die relative Anzahl der verschiedenen Formen wird durch die Zeichen ccc, cc, c, +, r, rr angegeben. Diese Zeichen sind bei mehreren sowohl Meeres- als Süsswasseruntersuchungen angewendet worden und bedeuten in eben erwähnter Reihenfolge: vorherrschend, sehr gemein, gemein, weder gemein noch selten, selten, nur vereinzelt.

Bei der Besprechung der einzelnen Gewässer gebe ich einen kurzen Bericht über die biologischen Verhältnisse der wichtigeren Arten des Gewässers. Erst nach dieser Beschreibung der verschiedenen Gewässer mit ihren faunistischen und biologischen Verhältnissen halte ich es für zweckmässig, für jede Art die gewonnenen Ergebnisse zusammenzufassen und auf einen auf unsere vorhergehenden Kenntnisse der betreffenden Art basierten Vergleich einzugehen. Hierbei führe ich die Crustaceen und die Rotatorien in ganz getrennten Abteilungen auf. Für jede dieser Gruppen wird die Darstellung in einen speziellen Teil, der eine Be-



sprechung der einzelnen Arten bildet, und einen allgemeinen biologischen, tiergeographischen Teil eingeteilt. Die sehr ungleiche Bedeutung dieser Gruppen bei der Besprechung der diesbezüglichen Probleme macht eine derartige Trennung derselben notwendig.

Über die neuen Copepoden, die ich auf Spitzbergen gefunden habe, habe ich in einer früheren Arbeit berichtet (OLOFSSON, 1917 a).

Die Bearbeitung des Materials, welche durch dazwischentretende Arbeiten anderer Art beträchtlich verzögert worden ist, wurde in dem hiesigen Zoologischen Institut ausgeführt. Es ist mir eine liebe Pflicht, in diesem Zusammenhang dem Präfekten des Instituts, Herrn Professor Dr. A. WIRÉN, meinen herzlichen Dank für die Liebenswürdigkeit und das freundliche Entgegenkommen, womit er mir die Arbeit beständig erleichtert hat, auszusprechen.

---

## KAP. I.

### Das Untersuchungsgebiet.

Lage und allgemeine Naturverhältnisse. Klimatisch günstiges Fjordgebiet und ungünstiges Küstengebiet. Temperaturverhältnisse des Fjord- und Küstengebietes. Pflanzengeographische Verhältnisse.

Temperatur, Eisbruch und Zufrieren der süßen Gewässer.

Vergleich mit den nordschwedischen Hochgebirgen.

Die Gegenden, welche die folgenden Untersuchungen berühren, umfassen die Gebiete um den Eisfjord und den Belsund auf Spitzbergen. Diese grossen Meerbusen dringen in ost-westlicher Richtung in die Westküste Spitzbergens ein und reichen mit ihren Verzweigungen von etwa  $77^{\circ} 30' \text{ n. B.}$  bis etwa  $78^{\circ} 50' \text{ n. B.}$  Der grösste Teil meiner Sammlungen wurde innerhalb des Eisfjordgebietes gewonnen, eines Gebietes, welches, hauptsächlich durch schwedische Untersuchungen während zahlreicher wissenschaftlicher Expeditionen, das sowohl geographisch als geologisch am besten erforschte arktische Gebiet der Welt sein dürfte. Durch die schwedische Expedition von 1908 sind auch die Hydrographie und die marine Fauna eingehend untersucht worden. Eine Reihe von Arbeiten unter dem Titel "Zoologische Ergebnisse der schwedischen Expedition nach Spitzbergen 1908 unter Leitung von Prof. G. DE GEER", redigiert von N. VON HOFSTEN und S. BOCK und in den Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar veröffentlicht, sind hierüber im Erscheinen begriffen und liegen zum Teil im Druck vor.

Da das Eisfjordgebiet das am besten erforschte von diesen Fjordgebieten ist, werde ich mich nachstehend zunächst mit diesem beschäftigen. Was das Klima u. s. w. anbelangt, so treffen die Ergebnisse, zu welchen ich hierbei komme, auch auf die Gegenden an und um den Belsund zu.



Fig. 1. Spitzbergen, Übersichtskarte. Das kleine Rechteck im Inneren vom Belsund entspricht der Karte Fig. 15.

Die Westküste Spitzbergens ist durch ein im Verhältnis zu der hohen Breite und im Vergleich mit den übrigen Teilen der Inselgruppe ziemlich mildes Klima gekennzeichnet. Dies hat seinen Grund darin, dass ein Golfstromzweig, welcher durch relativ hohe Wärme ( $+ 2^{\circ}$  bis  $+ 5^{\circ}$  C.) und hohen Salzgehalt (35,10 bis 35,20 ‰) ausgezeichnet ist, an der

Küste entlang passiert. Da der Golfstrom hier ein Tiefstrom ist, dürfte seine Wirkung auf das Klima hauptsächlich eine indirekte sein und in erster Linie ein rascheres und vollständigeres Abschmelzen des Meeres- und Fjordeises an der Küste und des Kalbungseises der Gletscher bewirken.

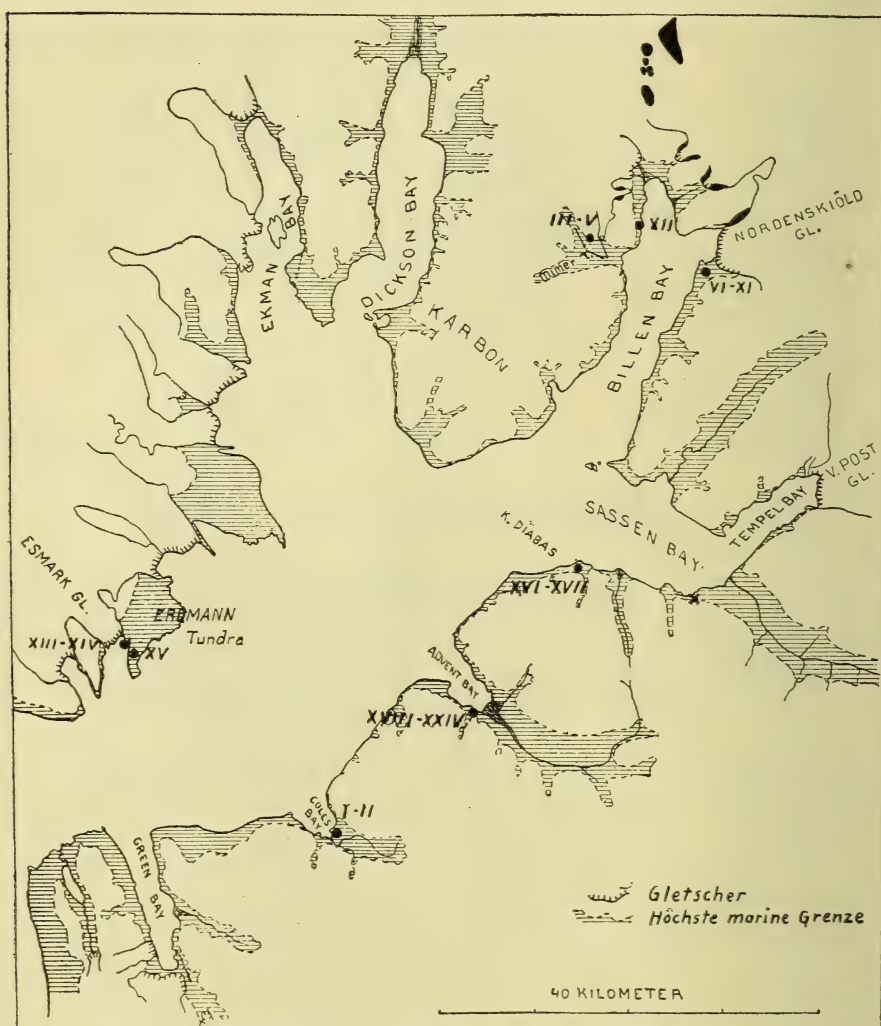


Fig. 2. Das Eisfjordgebiet (nach B. HöGBOM 1911).

Dieses Golfstromwasser passiert die Schwelle des Eisfjords und drückt den hydrographischen Verhältnissen des Fjords sein Gepräge auf, über die in "Teil I. Hydrographie und Plankton", in der oben (S. 186) erwähnten Publikation (Zool. Ergebnisse etc., Kungl. Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar. Bd. 45. N:o 9. Uppsala u. Stockholm 1910) ausführlich berichtet wird.



Das Golfstromwasser dürfte auch innerhalb des Eisfjords hauptsächlich durch Bewirken eines rascheren und vollständigeren Abschmelzens des Fjordeises und des Kalbungseises der Gletscher tätig sein. Die Bedeutung hiervon für das Klima im allgemeinen liegt ja auf der Hand.

Das Eisfjordgebiet als solches steht jedoch in keiner näheren Beziehung zur Westküste überhaupt, und was das Klima anbelangt, so ist auch dieses von dem Golfstrom nicht weiter abhängig. Und zwar namentlich was den inneren östlichen Teil desselben betrifft. Das Klima ist dort von einem ausgeprägten, wenngleich modifizierten kontinentalen Typus mit geringem Niederschlag und verhältnismässig hohen Sommertemperaturen. Da es dieses spezielle Fjordklima ist, welches die reiche Entwicklung des organischen Lebens, sowohl des terrestrischen als des Süßwasserlebens, bedingt, will ich einige diesbezügliche Beobachtungen mitteilen. Ausser vom Eisfjord sind sie von anderen Meerbusen, in deren inneren Teilen dasselbe modifizierte kontinentale Klima vorherrscht, entnommen.

Als Grundlage dieser Darstellung will ich zuerst eine Übersicht über die Temperaturverhältnisse am Kap Thorsen (Eisfjord) 1882—1883 nach EKHOLM (1890) mitteilen.

Monat	Med.	Max.	Min.	Monatl. Diff.
1882 August (15—31) . . . . .	+ 2,41°	+ 6,5°	— 4,3°	10,8°
September . . . . .	— 1,42	+ 4,7	— 9,4	14,1
Oktober . . . . .	— 3,47	+ 6,4	— 16,1	22,5
November . . . . .	— 8,56	+ 1,0	— 25,4	26,4
Dezember . . . . .	— 18,54	— 2,9	— 30,7	27,8
1883 Januar . . . . .	— 15,96	— 4,4	— 35,5	31,1
Februar . . . . .	— 8,51	+ 1,8	— 25,5	27,3
März . . . . .	— 16,69	— 2,7	— 26,6	23,9
April . . . . .	— 6,95	+ 2,7	— 22,8	25,5
Mai . . . . .	— 5,05	+ 5,7	— 15,9	21,6
Juni . . . . .	+ 1,78	+ 7,2	— 4,2	11,4
Juli . . . . .	+ 4,42	+ 11,6	+ 0,8	10,8
August (1—23) . . . . .	+ 5,69	+ 13,6	+ 1,3	12,3
Ganz. Aug. 1—14 (1883), 15—31 (1882) . . .	+ 4,11	+ 13,6	— 4,3	17,9

Aus dieser Tabelle ergibt sich, dass nur drei von den Monaten des Jahres (Juni, Juli, August) eine Mitteltemperatur von über 0° haben, und dass nur während eines Monats (Juli) keine Temperaturen unter 0° vorkommen.

Eine nähere Prüfung der Tabellen EKHOLMS ergibt, dass während der Zeit 10. Sept.—25. Mai Temperaturen über 0° reine Ausnahmen sind,

weshalb ich im Folgenden diesen Zeitraum als permanent gefroren und ohne Interesse für die in Rede stehenden Probleme ansehe. Was wiederum die Zeit 26. Mai–9. Sept. betrifft, so gewährt die vorstehende Tabelle auf Grund der grossen Zeitabschnitte (Monate) kaum ein klares Bild von dem Temperaturverlauf. Ich gebe deshalb hier eine Übersicht über die Zeit mit Medien u. s. w. für hauptsächlich halbe Monate. Dieselbe ist nach den Spezialtabellen EKOLMS aufgestellt.

Monat		Med.	Max.	Min.	Mittl., tägl. Diff.
1883	Mai 26–31 . . . . .	+2,04°	+ 5,7°	–1,6°	4,00°
	Juni 1–15 . . . . .	+1,29	+ 7,2	–4,2	4,04
	» 16–30 . . . . .	+2,27	+ 7,2	–0,4	2,89
	Juli 1–15 . . . . .	+4,13	+ 7,4	+0,8	3,38
	» 16–31 . . . . .	+4,63	+11,6	+1,9	3,52
	August 1–15 . . . . .	+5,95	+13,6	+1,3	3,69
1882	» 16–31 . . . . .	+2,69	+ 6,2	–4,3	2,75
	Sept. 1–9 . . . . .	+1,06	+ 4,7	–4,2	2,84

Wie man sieht, gibt diese Tabelle ein bedeutend klareres Bild von dem Verlauf der Temperatur während des Sommers. In Worten ausgedrückt, gestaltet sich dieser wie folgt:

Ende Mai werden positive Temperaturen vorherrschend, und das Abschmelzen beginnt. Der Juni wird durch eine ziemlich gleichmässige Steigerung der Temperatur charakterisiert, während ausserdem die tägliche Schwankung (Diff.) zwischen den Tag- und Nachttemperaturen immer geringer wird, was mit dem geringen Unterschied der Sonnenhöhe während des Verlaufes von Tag und Nacht zu dieser Zeit zusammenhängt. Diese Temperatursteigerung dauert während des Juli und der ersten Hälfte des August fort, was teils auf dem hohen Sonnenstand, teils, und im Verhältnis zum Juni, namentlich darauf beruht, dass der Boden zu dieser Zeit schneefrei ist und allmählich stärker durchwärmt wird. Man dürfte das Recht haben, anzunehmen, dass der grösste Teil des Schnees schon während des Monats Juni weggeschmolzen ist, und dass die Süsswasseransammlungen Ende dieses Monats anfangen eisfrei zu werden. Die erste Hälfte des August ist die heisseste Zeit des Jahres, und die Temperatur kann dann bis auf + 13,6° C. steigen. Die zweite Hälfte des August dagegen wird durch stetig sinkende Temperaturen gekennzeichnet. Im Anschluss an den Untergang der Sonne nachts finden wir Temperaturen unter 0°. Von Anfang September an kommen die niedrigen, Minustemperaturen häufiger vor, bis sie allmählich ausschliesslich vorherrschend werden und der Winter anfängt. Von Mitte September an sind die Süsswasseransammlungen in der Regel permanent

zugefroren. Das Zufrieren dürfte oft schon Anfang dieses Monats beginnen.

Auf Grund dieser Angaben dürfte man annehmen können, dass wenigstens die kleineren Süßwasseransammlungen hier während einer Zeit von mindestens 2 Monaten offen sind. Nachstehend werde ich eine Reihe anderer Beweise für diese Ansicht anführen.

Obgleich die vorhergehende Darstellung ein verhältnismässig gutes Bild vom Temperaturverlauf während des Sommers gewährt, ist doch hierbei ein Umstand vorhanden, den ich ganz besonders hervorheben möchte. Und zwar um so mehr, als man bis jetzt die enorm grosse Bedeutung, die er in der Tat für die in Rede stehenden Probleme hat, gar nicht beachtet zu haben scheint. Ich meine den geringen Wechsel der Sonnenhöhe während des Verlaufes von Tag und Nacht, der den Sommer dieses polar-arktischen Gebiets kennzeichnet.

Um die Verhältnisse kurz zu charakterisieren, dürfte es genügen, darauf hinzuweisen, dass der Wechsel der Sonnenhöhe und der Temperatur im Verlauf von Tag und Nacht nicht immer zusammentrifft, dass die Tagtemperaturen nicht höher sind als die Nachttemperaturen oder wenigstens nicht notwendig höher sein müssen. Es gibt in der Tat keinen Wechsel von Tag und Nacht, sondern dieser arktische Sommer ist ein einziger, langer Tag, während dessen heissester Periode, 1. Juli—15. August, die Entwicklung ununterbrochen fortschreiten kann, ohne durch einen derartigen Wechsel zwischen täglichen Optima und nächtlichen Minima deprimiert zu werden, welcher unter niedrigeren Breiten wenigstens in Kleingewässern besonders merkbar werden muss.

Das Klima des Eisfjordgebietes ist also ein modifiziertes kontinentales Klima, insofern als es der grossen täglichen Amplitude des typischen kontinentalen Klimas entbehrt.

Die Bedeutung hiervon für die Süßwasserfauna liegt klar am Tage und wird um so grösser, wenn man bedenkt, in welchem Grade die Temperatur der Kleingewässer von der direkten Insolation abhängig ist. Wie die Bedeutung dieser ununterbrochenen Beleuchtung für die höheren Pflanzen längst bekannt ist, so ist es auch notwendig, auf den ausserordentlich grossen Einfluss hinzuweisen, den sie auch auf das organische Leben der Süßwasser ausübt.

Demzufolge wird die kurze Zeit, welche auf Spitzbergen der Süßwasserfauna zu Gebote steht, nicht direkt vergleichbar mit dem gleichen Zeitraum z. B. in den Hochgebirgen Mitteleuropas, ein Umstand, den man bis jetzt nicht hinreichend beachtet hat.

Die obige Darstellung der Temperaturverhältnisse gilt, wie ich schon angedeutet habe, nur für die inneren Teile des Eisfjords. Für die äusseren stellen sie sich bei weitem ungünstiger. Obgleich sorgfältige Beobachtungen aus diesen Gegenden fehlen, will ich doch einige solche hier mitteilen, wie auch einige Ziffern von anderen Gegenden auf Spitz-



bergen, die, bei der Beurteilung des maritimen Klimas auf Spitzbergen überhaupt, als Richtschnur dienen können.

Die Beobachtungen wurden in der Treurenberg Bay 1899–1900 gemacht und von J. WESTMAN (1904) veröffentlicht.

Monat	Med.	Max.	Min.	Mittl., tägl. Diff.
1900 Mai . . . . .	−9,58°	+3,2°	−19,1°	6,71°
Juni . . . . .	−1,12	+4,6	− 8,7	3,32
Juli . . . . .	+1,15	+9,5	− 5,9	4,05
1899 August . . . . .	+2,10	+8,3	− 1,1	3,80
September . . . . .	+0,31	+8,4	− 6,2	4,34

Diese Tabelle zeigt im Vergleich mit den vorigen durchgehends niedrigere Mitteltemperaturen und Maxima. Die Mitteltemperatur des Monats Juni ist unter 0°, während die des September unbedeutend über 0° ist. Dies alles in Übereinstimmung mit dem, was man von einem maritimen Klima zu erwarten hat.

Dieser Klimatypus verzögert für die Süßgewässer den Anfang der Entwicklung, und man dürfte diese frühestens auf Mitte Juli verlegen können. Nach den Mitteltemperaturen zu urteilen, sollte die Entwicklung statt dessen bis länger in den Herbst fort dauern können. Dieses wird jedoch wohl nicht der Fall sein. Schon von Ende August an sinkt die Nachttemperatur regelmässig unter 0° und bietet hierdurch ungünstigere Verhältnisse als die gleiche Zeit am Kap Thorsden. Überhaupt muss man annehmen, dass die für die Entwicklung günstige Zeit stark verkürzt worden ist und höchstens 1½ Monat umfasst. Hierzu kommt, dass diese Zeit, durch ihre niedrigere Temperatur, die grössere Schwankung derselben u. s. w., auch qualitativ noch weiter hinter den 2 Monate dauernden Sommer kommt, den wir oben als in den inneren Teilen der Meerbusen vorherrschend gefunden haben.

Gegen dieses Beispiel kann der Einwand erhoben werden, dass es das Klima der Nordküste und nicht das an der Mündung des Eisfjords veranschaulicht. Schon früher habe ich erwähnt, weshalb dasselbe gewählt worden ist und was es zunächst veranschaulicht. Dass es in der Tat mit dem Klima an der Mündung des Eisfjords nahe übereinstimmen dürfte, geht aus sporadischen Beobachtungen hervor, die dort gemacht wurden, und die alle auf eine verzögerte Entwicklung im Vorsommer und niedrigere Temperaturen überhaupt hindeuten. Hier will ich nur auf die Beobachtungen hinweisen, welche NATHORST (1883, S. 44) nach verschiedenen Autoren anführt, und auf seine Schlussfolgerungen, dass das Klima nicht in ein westliches und ein nördliches, sondern in ein ungünstiges Küstenklima und ein verhältnismässig sehr günstiges

kontinentales Klima im Inneren der Meerbusen eingeteilt werden muss. Betreffs der höheren Pflanzen macht er darauf aufmerksam, welche unerhört grosse Bedeutung dieses günstigere kontinentale Klima hat, und wie die Verbreitung dieser Pflanzen völlig dadurch bestimmt wird.

Meine eigenen Beobachtungen stimmen mit diesen Angaben vollkommen überein, wofür die folgende spezielle Darstellung zahlreiche Beweise liefern wird.

Was nun ganz besonders das Jahr (1910), welches meine Untersuchungen umfassen, anbelangt, so dürften die klimatischen Verhältnisse während jenes Sommers als ungewöhnlich günstig angesehen werden können. Allerdings gibt es keine regelmässigen Beobachtungen, welche man mit denjenigen von anderen Jahren vergleichen kann. Aus den Observationen, die gemacht wurden, und aus den Beobachtungen über die Witterung, die ich selbst und andere, welche nachher dieses Gebiet fast jährlich besuchten, gemacht haben, geht jedoch hervor, dass der Sommer 1910 als ein ungewöhnlich milder und schöner angesehen werden muss. Hierauf deutet auch der Umstand, dass noch so spät wie Mitte September wenigstens in der Advent Bay (siehe die Karte!) die Süsswasseransammlungen eisfrei waren, und der Niederschlag in Form von Regen fiel. (Siehe weiter See XXI d. <sup>12/9.</sup>)

Was die Süssgewässer anbelangt, so dürfte jedoch der Anfang der Vegetationsperiode nicht früher angesetzt werden können, als ich vorhin angegeben habe, d. h. auf Ende Juni oder Anfang Juli. Für einige Stellen innerhalb des äusseren, klimatologisch ungünstigeren Gebiets, z. B. Esmarks Gletscher, muss sie um 2 bis 3 Wochen später angesetzt werden.

Es dürfte zum Schluss angebracht sein, ein paar Worte über die Vegetation Spitzbergens zu äussern, um mein Untersuchungsgebiet vollständig zu charakterisieren. Die Angaben sind der vorhin angeführten Arbeit NATHORSTS (1883) entnommen.

Die Vegetation, die, ganz natürlich, eine ausgeprägt arktische ist, ist im Verhältnis zu der Latitude reicher als die irgend eines anderen Landes. Beinahe alle Gefässpflanzen Spitzbergens finden sich auch in Skandinavien und Novaja Semlja. Der grösste Teil auch in Grönland. In Skandinavien wird wohl die *regio alpina superior* (WAHLENBERG) ungefähr dieselben Floraelemente aufweisen. Alle hochgewachsenen holzartigen Pflanzen fehlen, ausser *Betula nana* an einigen vereinzelteten Stellen. Von *Salix* finden sich nur die bloss ein paar cm hohen Arten *polaris* und *reticulata*.

In wie hohem Grade die Verbreitung der Gefässpflanzen von dem kontinentalen Klima in den inneren Teilen der Meerbusen abhängig ist, ersieht man aus der Karte der Arbeit NATHORSTS (1883).

Was die Süssgewässer betrifft, so verhalten sie sich verschieden, was teils von der Grösse, teils von ihrer Lage innerhalb verschiedener Teile

des Untersuchungsgebietes herrührt. Auch werden die grösseren Seen bedeutend später eisfrei als die kleineren Gewässer, darauf beruhend, dass auf denselben ein viel dickeres Eis sich während des Winters bilden kann. Als Beispiel eines solchen Sees will ich den See I in der Coles Bay erwähnen, der noch am 9.—10. Juli mit dickem Eis bedeckt war, das nur an den Ufern abgeschmolzen war, während zur selben Zeit die seichten Tümpel ganz eisfrei waren. Nach der Entwicklung des Tierlebens zu urteilen, dürften in den inneren, wärmeren Teilen des Fjords die seichten Wasseransammlungen schon während des Monats Juni eisfrei werden. Im äusseren, kälteren Gebiet findet man ungeschmolzenen Schnee und Eis an den Ufern noch so spät wie Ende Juli und Anfang August.

Während der ersten Hälfte des September oder etwas später werden wohl die Gewässer wieder zufrieren. So waren z. B. die Gewässer an der Advent Bay noch am 12. September 1910 eisfrei.

Die eisfreie Zeit wird für die Grossgewässer etwa 2 Monate dauern, für die Kleingewässer etwa  $2\frac{1}{2}$ . In den äusseren, ungünstigeren Teilen ist sie wahrscheinlich ganz beträchtlich kürzer oder etwa  $1\frac{1}{2}$  Monate.

In den grösseren Wasseransammlungen, die ich untersucht habe, steigt die Temperatur während der heissesten Zeit auf  $+10^{\circ}$  bis  $+12^{\circ}$  C. In kleinen, seichten Wasseransammlungen habe ich eine Maximaltemperatur von  $+16^{\circ}$  C. wahrgenommen. Auf Grund der unbedeutenden Schwankungen der Sonnenhöhe und der Lufttemperatur während des Verlaufes von Tag und Nacht herrschen diese verhältnismässig hohen Temperaturen ohne beträchtliche Senkungen während einer ziemlich langen Zeit.

Wasseransammlungen von grösserer Tiefe als 2 Meter dürften, nach während verschiedener Expeditionen gemachten Beobachtungen zu urteilen, während des Winters nicht ausfrieren.

Vergleicht man das oben beschriebene Untersuchungsgebiet auf Spitzbergen mit dem von EKMAN (1904) sorgfältig untersuchten arktischen Gebiet in den nordschwedischen Hochgebirgen, so findet man, dass das Spitzbergengebiet den oberen Regionen innerhalb desselben, am nächsten dem oberen Teil der Grauweidenregion und dem unteren Teil der Flechtenregion, entspricht. Innerhalb des oberen Teils der Grauweidenregion schmilzt das Eis der Seen erst Ende Juli und friert das Wasser Ende September und Anfang Oktober wieder zu. Es gibt hier eisfreies Wasser während  $2-2\frac{3}{4}$  Monate. Die Temperatur des Wassers kann auf  $+14^{\circ}$  bis  $+15^{\circ}$  C. steigen, dürfte sich aber im allgemeinen um  $+10^{\circ}$  C. halten. Die Kleingewässer können im oberen Teil der Region bis Ende Juli und Anfang August eisbedeckt sein. Sie frieren in der Regel nicht später als Ende September zu. Die eisfreie Zeit umfasst  $2-2\frac{1}{2}$  Monate. Betreffs der Temperatur sagt EKMAN (S. 10): "Die Kleingewässer besitzen oft eine ziemlich hohe Temperatur. Da sie aber



von der Lufttemperatur sehr abhängig ist, kann sie auch leicht heruntersinken. Während der wärmsten Jahreszeit, die ich hier wie in den vorigen Angaben ausschliesslich berücksichtige, schwankt sie, abgesehen von extraordinären Verhältnissen wie Schneefall u. dgl., zwischen  $+8^{\circ}$  und  $+20^{\circ}$  C., und solche Differenzen können sich in einer und derselben Wasseransammlung finden.“

Wie ersichtlich ist, werden die Wasseransammlungen im oberen Teil der Grauweidenregion in der Regel später eisfrei und frieren später zu als in meinem Untersuchungsgebiet auf Spitzbergen. Die eisfreie Zeit ist, was die Kleingewässer anbelangt, ungefähr gleichlang oder etwas länger als auf Spitzbergen. Für die Grossgewässer ist sie im allgemeinen länger. Die Maximaltemperatur ist höher, und, vor allem, die Temperatur schwankt mehr.

Im unteren Teil der Flechtenregion werden die Seen im Juli eisfrei, früher oder später, was von Lage und Witterungsverhältnissen abhängt. Ein Teil jedoch erst Anfang August. Die eisfreie Zeit dauert etwa  $1\frac{1}{2}$  Monate. Die Temperatur erreicht eine Höhe von  $+7^{\circ}$  bis  $+12^{\circ}$  C.

Einige Kleingewässer werden schon Ende Juni eisfrei, andere erst beträchtlich später. Die Temperatur kann am Tage bis auf  $+17,5^{\circ}$  C. steigen, in der Nacht sehr tief heruntersinken.

Im Verhältnis zu meinem Untersuchungsgebiet auf Spitzbergen muss also schon der untere Teil der Flechtenregion als ungünstiger bezeichnet werden. Namentlich muss die grosse Schwankung der Temperatur der

	Zeit des Eisbruches	Zeit des Zufrierens	Dauer der eisfreien Zeit Monate	Max.- Temp. °C.	Temp.- Ampl.
<i>Seen:</i>					
1. Günstiges Fjordgebiet .	1.—15. Juli	1.—15. Sept.	2— $2\frac{1}{2}$	10— $12^{\circ}$	klein
2. Ungünstiges Küstengebiet	15. Juli—	1.—15. Sept.	1—2	?	»
3. Grauweidenregion (n. EK- MAN) . . . . .	Ende Juli	Anfang Okt	2— $2\frac{3}{4}$	14— $15^{\circ}$	»
4. Flechtenregion (n. EKMAN)	Ende Juli	Ende Sept.	ca $1\frac{1}{2}$	$12^{\circ}$	»
<i>Kleingewässer:</i>					
1. Günstiges Fjordgebiet .	Ende Juni— Anfang Juli	1.—15. Sept.	2—3	$16^{\circ}$	klein
2. Ungünstiges Küstengebiet	15.—Ende Juli	1.—15. Sept.	$1\frac{1}{2}$ —2	8— $10^{\circ}$ (?)	»
3. Grauweidenregion (n. EK- MAN) . . . . .	Juni—Aug.	Ende Sept.	2— $2\frac{1}{2}$	$20^{\circ}$	sehr gross
4. Flechtenregion (n. EKMAN)	Juni—Aug.	Ende Sept.	$1\frac{1}{2}$ —2	$17^{\circ}$	» »

Kleingewässer während des Verlaufes des Tages als unvorteilhafter angesehen werden.

So extrem arktische Gewässer wie diejenigen, die EKMAN (S. 11) von der Hochebene Luotto in den Sarekgebirgen angibt, habe ich auf Spitzbergen nicht untersucht oder beobachtet.

Die obige Tabelle stellt einen Vergleich der Gewässer Spitzbergens (1, 2) und der nordschwedischen Hochgebirge dar.

## KAP. II.

### Besprechung der einzelnen Gewässer.

**Lage und allgemeine Naturverhältnisse. Fanglisten. Verteilung und allgemeine biologische Verhältnisse der Fauna. Besprechung der biologisch interessanteren Arten.**

In der folgenden Darstellung werde ich mit den Wörtern See, Tümpel, Teich, Strandlagune u. s. w. und römischen Ziffern (I, II, III, IV u. s. w.) die verschiedenen Gewässer bezeichnen, um im Text mit geringerer Mühe auf dieselben hinweisen zu können, teils auch um gleichzeitig die Zeitfolge angeben zu können, in welcher die ersten Fänge in denselben gemacht wurden. Für jede einzelne Probe gebe ich die Nummer aus dem ursprünglichen Fangjournal mit arabischen Ziffern an, und zwar in der Zeitfolge, wie sie genommen wurden. Hierdurch wird es immer leicht sein, diese Zeitfolge zu konstatieren. Man kann ausserdem, obgleich nur verhältnismässig wenige Proben eingehend analysiert werden, stets wissen, wie viele Proben überhaupt von dem betreffenden Lokal entnommen worden sind. Die meisten dieser Proben sind zwecks Vergleichen und Ergänzung mehr oder weniger gründlich untersucht worden. So sind z. B. die Mengenangaben aller grösseren Arten (Crustaceen) in den mit dem Netz Nr. 25 genommenen Proben durch Vergleich mit den in dieser Hinsicht allein genügenden Fängen mit dem Netz Nr. 9 ergänzt.

#### Coles Bay $9/7$ — $10/7$ .

Die hier untersuchten Wasseransammlungen See I und Tümpel II sind im Flachland innerhalb des inneren Endes der Coles Bay östlich von dem hier mündenden Fluss gelegen. Ihre Latitude ist  $78^{\circ} 6'$  n. Br. Siehe die Karte S. 188.

Diese Gegend, die zu dem begünstigten süd-östlichen Gebiet gehört, entbehrt jeglicher Vergletscherung und war zur Zeit der Untersuchung sowohl an den Bergabhängen wie im Tal so gut wie gänzlich frei von Schnee. In pflanzengeographischer Hinsicht zeichnet sie sich durch das Vorkommen der *Betula nana* aus, was die guten klimatischen Verhältnisse, die hier herrschen, zur Genüge charakterisiert.

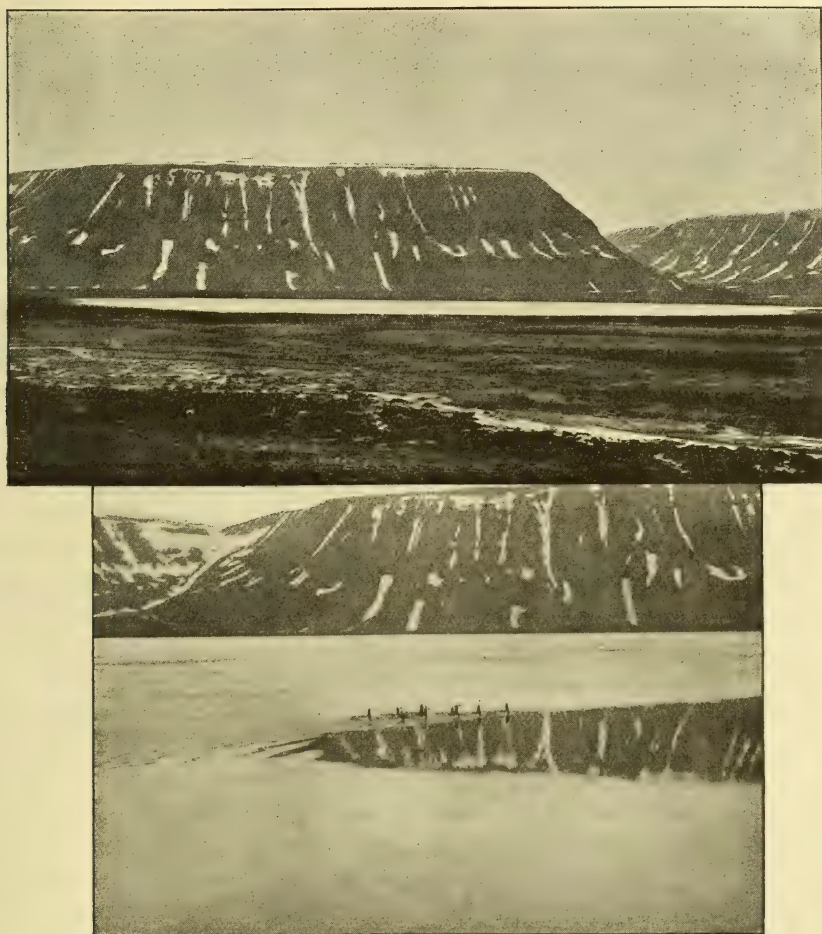


Fig. 3. See I.

Phot. d. 9/7 1910. O. Olofsson.

Der See I und der Tümpel II liegen in einem ausgedehnten Flachland, nur etwa ein paar Meter über der Oberfläche des Fjords. Sie sind von sumpfigen Moorböden umgeben, in welchen, um den See I herum, eine Anzahl Tümpel umhergestreut liegen. Sie stehen nicht in Verbindung mit dem Fluss und nehmen keine Zuflüsse in Gestalt von Bächen oder Rinnsalen auf, sondern erhalten ihren Zufluss von dem Wasser der



umgebenden Böschungen, das durch die umliegenden Moorböden filtriert worden ist.

Da diese beiden Gewässer durch einen engen Sund mit einander in Verbindung stehen, will ich sie hier nachstehend im Zusammenhang behandeln.

### See I.

*Grösse:* etwa  $400 \times 400$  m. *Form:* nahezu rund.

*Tiefe:* am Ufer 1 bis 2 dm. Von hier senkt sich der Boden allmählich bis zu einer Tiefe von 2,25 m, welche schon 15 bis 20 m vom Ufer erreicht wird. Draussen im See ist der Boden eben. Grössere Tiefe fehlt.

*Zuflüsse und Abflüsse* wie Bäche und Rinnsale kommen nicht vor.

Die *Ufer* werden teilweise von durch das Eis aufgewühlten Torfwällen ohne Vegetation gegen das Wasser gebildet, teils sind sie an der Oberfläche des Wassers mit einer spärlichen Moosvegetation bekleidet.

Der *Boden* besteht dicht am Ufer und ein Stückchen hinaus aus grobem Kies. In den mittleren und tiefern Teilen zeigt er sich als Schlamm Boden. Der Kiesboden ermangelt jeglicher Vegetation. Der Schlamm Boden ist von einer Schicht zusammengeballter Fadenalgen bedeckt, was in allen einigermassen tiefen Süsswasserseen, die ich auf Spitzbergen untersucht habe, Regel zu sein scheint.

Das *Wasser* war in der Nähe der Ufer zunächst klar, unter dem Eise dagegen sehr trübe, was von den beträchtlichen Massen auf das Eis hinausgewehtem Staub, Schlamm u. s. w., die bei der Abschmelzung ins Wasser geraten, herrührte.

Die *Temperatur des Wassers* wurde durch das Abschmelzen des Eises bestimmt. Der ganze mittlere Teil des Sees war nämlich von einer dicken, porösen Eiskruste bedeckt. Nur ein etwa 5 bis 10 Meter breiter Streifen in der Nähe der Ufer war eisfrei. Ausserdem gab es draussen im Eisfelde eine Anzahl grösserer und kleinerer Wuhnen, in welchen die Fänge, Tiefen- und Temperaturbeobachtungen gemacht wurden. Die Dicke des Eises bis zur Wasserfläche betrug 35 bis 40 cm. Oberhalb der Wasserfläche war das Eis sehr rauh und rissig und konnte hier noch 20 bis 30 cm dick sein. Die Temperatur des Wassers in einer solchen Wuhne war in verschiedener Tiefe:

0	m	.....	+ $1\frac{1}{2}^{\circ}$ C.
1	"	.....	+ $2\frac{1}{4}^{\circ}$ "
$1\frac{3}{4}$	"	.....	+ $2\frac{3}{4}^{\circ}$ "
(Boden) $2\frac{1}{4}$	"	.....	+ $3\frac{1}{2}^{\circ}$ "

In der Moosvegetation des Ufers +  $4\frac{1}{2}$  bis  $4\frac{3}{4}^{\circ}$  C.

Die Temperatur des Wassers am Ufer war +  $4^{\circ}$  C.

Die *Lufttemperatur* mitten am Tage den 10:ten Juli war  $+ 7^{\circ}$  C. im Schatten.

Das *Wetter* war beide Tage trübe mit schwachem Wind und ohne Niederschlag.

### Tümpel II.

*Grösse*: etwa  $10 \times 30$  m.

*Tiefe*: etwa 2 dm sowohl am Ufer wie weiter hinaus.

*Zuflüsse und Abflüsse*: Wasser vom See I strömt durch einen engen Sund in den Tümpel hinein. Abflüsse gibt es keine.

Die *Ufer* bestehen aus Moorboden, welcher einen ungefähr rechten Winkel zum Boden bildet. Mehr oder weniger reichliche Moosvegetation an der Oberfläche des Wassers.

Der *Boden* besteht aus feinem Schlamm und ist zum Teil mit von der Moosvegetation des Ufers fortwucherndem Moos bekleidet.

*Wasser* klar, mit treibenden losgerissenen Moosresten.

Die *Wassertemperatur* im freien Wasser  $+ 6\frac{1}{2}^{\circ}$  C., in der Moosvegetation des Ufers  $+ 6\frac{1}{2}^{\circ}$  C., in dem seichten Moorboden um den Tümpel herum  $+ 6\frac{3}{4}^{\circ}$  C.

Was im Verhältnis zum Tümpel II, ausser Tiefe, Grösse u. s. w., für den See I am meisten kennzeichnend ist, ist die Eisbedeckung und die dadurch bedingte niedrige Temperatur. Die Ursache hiervon ist ohne Zweifel, dass der See I während des Winters eine besonders dicke Eisdecke gehabt — sie ist noch an gewissen Stellen 70 cm —, während im Tümpel II das Eis nur eine Dicke von etwa 2 dm hat erreichen können. Dies hat zur Folge, dass im Tümpel die Eisdecke verhältnismässig schnell hat abschmelzen können, während im See das Eis bedeutend länger liegen geblieben ist und erst nach einer oder ein paar weiteren Wochen ganz und gar abgeschmolzen sein dürfte. Dies hindert jedoch nicht, dass die Entwicklung im See gleichzeitig mit oder früher als die im Tümpel angefangen hat. Siehe unten!

**Probe 9.** — See I d.  $\frac{9}{7}$ . Wuhne im Eise, im Niveau des Eises, 0—0,4 m.  
Netz Nr. 25. Fang langwierig.

### Crustacea.

r — *Cyclops strenuus* (Nauplien).

### Diptera.

rr — *Chironomus*-Larven.  
Pflanzenteile und Schlamm.

### Rotatoria.

r — *Polyarthra trigla*.  
r — *Notholca striata*.  
r — *Anuraea aculeata*.

**Probe 13.** — See I d.  $\frac{9}{7}$ . Wuhne im Eise, in etwa 1 m Tiefe. Netz Nr. 9.

## Crustacea.

c — *Daphnia pulex*.  
 c — *Cyclops strenuus*, ad.  
 ccc — *Cyclops strenuus*,  
 Nauplien.

## Rotatoria.

+ — *Polyarthra trigla*.  
 rr — *Notholca striata*.  
 ccc — *Anuræa aculeata*.

## Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.  
 Schlamm, etc.

**Probe 11.** — See I d.  $\frac{9}{7}$ . Wuhne im Eise, in etwa 1,75 m Tiefe. Netz Nr. 9.

## Crustacea.

c — *Daphnia pulex*.  
 c — *Cyclops strenuus*, ad.  
 ccc — *Cyclops strenuus*,  
 Nauplien.

## Rotatoria.

+ — *Polyarthra trigla*.  
 rr — *Notholca striata*.  
 ccc — *Anuræa aculeata*.

## Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.  
 Schlamm, etc.

Unter den Proben 11 und 13 habe ich auch die Rotatorien aufgeführt. Die Angaben über dieselben sind den Proben 10 und 2 entnommen, welche an derselben Stelle mit dem Netz Nr. 25 genommen wurden. Das Netz Nr. 9 fängt keine so winzigen Tiere.

**Probe 16.** — See I d.  $\frac{9}{7}$ . Im freien Wasser in der Nähe des Ufers. Netz Nr. 25. Fang langwierig.

## Crustacea.

rr — *Daphnia pulex*.  
 r — *Cyclops strenuus*, ad.  
 r — *Cyclops strenuus*,  
 Nauplien.

## Rotatoria.

r — *Polyarthra trigla*.  
 + — *Notholca striata*.  
 r — *Anuræa aculeata*.

## Diptera.

rr — *Chironomus*-Larven.  
 Pflanzenteile und Algen.

Die Zahl der Tiere sehr unbedeutend.



**Probe 23.** — See I d.  $\frac{9}{7}$ . In der spärlichen Moosvegetation des Ufers.  
Netz Nr. 9.

## Crustacea.

- rr — *Macrothrix arctica*.
- c — *Cyclops strenuus*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.
- rr — *Marænobiotus brucei*.

## Nematoda — r.

Tardigrada — rr.

## Diptera.

rr — *Chironomus*-Larven.

Da diese Probe mit dem Netz Nr. 9 genommen ist, gibt sie über Rotatorien, Algen etc. keinen Aufschluss.

**Probe 21.** — Tümpel II d.  $\frac{10}{7}$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 9.

## Crustacea.

- rr — *Lepidurus arcticus*.
- rr — *Daphnia pulex*.
- rr — *Cyclops strenuus*, ad.
- r — *Cyclops strenuus*,  
Nauplien.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.

## Rotatoria.

- rr — *Polyarthra trigla*.
- rr — *Euchlanis dilatata*.
- r — *Notholca striata*.
- c — *Anuræa aculeata*.
- rr — Unbest. Art.

## Diptera.

rr — *Chironomus*-Larven.

Algen, Tier- und Pflanzenteile, wie Mandibeln von *Lepidurus* etc.

Die Angaben über die Rotatorien sind der Probe 18 entnommen, welche an derselben Stelle mit dem Netz Nr. 25 genommen wurde.

**Probe 19.** — Tümpel II d.  $\frac{10}{7}$ . In der Moosrandvegetation. Netz  
Nr. 25.

## Crustacea.

- c — *Macrothrix arctica*.
- cc — *Chydorus sphericus*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.
- r — *Marænobiotus brucei*.
- c — *Candona rectangulata*.

- rr — *Diaschiza* sp. 1.
- c — *Euchlanis dilatata*.
- + — *Euchlanis oropha*.
- r — Unbest. Arten (2).

Turbellaria — rr.

Tardigrada — +.

## Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.

Algen.

## Rotatoria.

- rr — *Diurella bidens*.
- + — *Rattulus carinatus*.

Probe 20. — Tümpel II d.  $\frac{10}{7}$ . Wasser aus dem Moorboden im Netz Nr. 25 gespült.

## Crustacea.

- r — *Chydorus sphaericus*.
- rr — *Marcenobiotus brucei*,  
Junge.
- cc — *Marcenobiotus brucei*,  
Nauplien und Meta-  
nauplien.
- rr — *Candona rectangulata*.

## Protozoa.

- rr — *Diffugia*.
- Turbellaria — r.
- Nematoda — +.
- Tardigrada — r.
- Algen (Desmidiaceen, Bacil-  
lariaceen).

## Rotatoria.

- rr — *Euchlanis dilatata*.
- rr — + Unbest. Arten (3).

## Die Verteilung der Fauna.

Plankton- und Vegetationsgebiet. See- und Tümpelplankton.

Die Fauna der Randvegetation und des Moorbodens.

Ehe ich zu einer Untersuchung der Proben schreite, möchte ich nur darauf hinweisen, dass in den Proben 13 und 23 Angaben über Rotatorien und kleinere Organismen fehlen. Dies beruht darauf, dass sie mit dem Netz Nr. 9 genommen worden sind, und dass keine Proben mit dem Netz Nr. 25 von diesen Stellen vorhanden sind. Dieses Versäumnis wirkt doch keineswegs auf die Schlussfolgerungen ein, die ich unten ziehen werde.

Sieht man nach, wo die oben erwähnten Proben genommen sind, so findet man, dass sie aus folgenden Lokalen innerhalb des untersuchten Wassersystems stammen:

1. Aus freiem Wasser des Sees I durch eine Wuhne im Eise.
2. Aus freiem Wasser des Sees I vom Ufer aus.
3. Aus der Moosrandvegetation des Sees I.
4. Aus freiem Wasser des Tümpels II.
5. Aus der Moosrandvegetation des Tümpels II.
6. Aus dem seichten Moorboden um den Tümpel II herum.

Untersucht man nun die Fauna dieser verschiedenen Lokale, so findet man, dass eine Einteilung derselben möglich ist. Man hat einerseits eine Fauna, die an die Vegetation gebunden ist, andererseits eine, die für das freie Wasser im See I und Tümpel II typisch ist. Da die Bezeichnung litoral für die erstere nicht zutreffend ist, und der Begriff

Litoralregion überhaupt nicht ohne weiteres auf die arktischen Verhältnisse übertragen werden kann, werde ich nachstehend die erstere die Fauna der Vegetation (das Vegetationsgebiet), die letztere die Planktonfauna (das Planktongebiet) nennen.

Für das Planktongebiet sind nun die folgenden Arten kennzeichnend, d. h. sie sind nur dort vorhanden oder ihr Vorkommen innerhalb des Vegetationsgebietes ist zufällig:

*Lepidurus acticus*, juv.

*Daphnia pulex*.

*Cyclops strenuus*.

*Polyarthra trigla*.

*Notholca striata*.

*Anuræa aculeata*.

Für das Vegetationsgebiet dagegen sind die folgenden Arten typisch, d. h. ausser in Ausnahmefällen ganz und gar an die Vegetation gebunden:

*Macrothrix arctica*.

*Chydorus sphaericus*.

*Cyclops crassicaudis*.

*Marænobiotus brucei*.

*Candona rectangulata*.

*Diurella bidens*.

*Rattulus carinatus*.

*Diaschiza gibba*.

*Euchlanis dilatata*.

*Euchlanis oropha*.

Unbestimmbare Rotatorien-Arten.

Protozoa.

Turbellaria.

Nematoda.

Tardigrada.

Wir sehen, dass alle diese Arten in den Planktonproben fehlen, wenn man die Probe 18 ausnimmt, in welcher resp. *Cyclops crassicaudis*, *Euchlanis dilatata* und eine unbestimmbare Rotatorien-Art vorkommen (rr). Von den beiden letztgenannten Arten habe ich nur ein einziges Exemplar von jeder Art beobachtet. Dass sie jedenfalls typische Vegetationsformen sind, geht daraus hervor, dass sie in der Vegetation beträchtlich allgemeiner vorkommen, und wird durch alle späteren Proben von anderen Lokalen bestätigt.

Innerhalb dieser beiden von einander gut verschiedenen Gebiete ist eine weitere Einteilung sowohl möglich als auch wohlbegründet.

Um mit dem Planktongebiet zu beginnen, kann man a priori erwarten, dass seine Fauna keine völlig gleichartige Zusammensetzung in dem verhältnismässig grossen und tiefen See und in dem kleinen, seichten Tümpel haben wird. Bei einer Untersuchung der Proben findet man auch, dass dies zutrifft. Erstens ist das Plankton des Tümpels mit einigen nicht planktonischen Elementen, z. B. *Cyclops crassicaudis*, *Euchlanis dilatata* u. s. w., untermischt. Zweitens kommen die resp. Planktonarten nicht nur ungleich zahlreich, sondern auch in verschiedenen Stadien im See und im Tümpel vor.



Wenn man für den See die Proben 10, 11, 12 dem Vergleich zugrunde legt, und für den Tümpel die Proben 18 und 21, gestaltet sich das Verhältnis zwischen ihren Planktonarten wie folgt:

	See I	Tümpel II
<i>Lepidurus arcticus</i> , juv. . . . .	—	rr
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .	c	rr
<i>Cyclops strenuus</i> , ad. . . . .	c	rr
» » Nauplien . . .	ccc	r
<i>Polyarthra trigla</i> . . . . .	+	rr
<i>Notholca striata</i> . . . . .	rr	r
<i>Anurea aculeata</i> . . . . .	ccc	c

Daraus erhellt also, dass der Unterschied namentlich darin besteht, dass alle Arten, ausser *Notholca striata*, in dem See zahlreicher sind. Diese Verschiedenheit ist jedoch nicht die hervorragendste. Um dies zu beweisen, will ich einen Augenblick bei den in der Tabelle aufgeführten 3 Crustaceen verweilen.

Was nun zunächst *Lepidurus arcticus* betrifft, so fehlt er im Plankton des Sees. Den Grund davon kann man mit Hülfe dieser einzigen Proben nicht konstatieren. Proben von anderen Lokalen machen dieses Verhältnis jedoch leicht erklärlich. Als erwachsen lebt *Lepidurus arcticus* in Vegetation und Schlamm in seichtem Wasser. Nur seine Larvenstadien sind planktonisch. Im See I, wo die Vegetation an den Ufern sehr spärlich ist, und der Boden bei seichtem Wasser aus Kies besteht, gibt es keine passenden Lokale für den erwachsenen *Lepidurus*, und demzufolge fehlen auch seine Jugendstadien im Plankton des Sees. Da das Wasser aus dem See in den Tümpel fliesst, findet keine Auswanderung in den See statt.

Was dagegen *Daphnia pulex* anbelangt, so sind die Exemplare im See nicht nur zahlreicher, sondern auch bedeutend entwickelter als im Tümpel II. Die Erklärung dieser Verschiedenheit muss man, wie ich glaube, darin suchen, dass offenes Wasser im See den Daphnien früher zu Gebote steht als in dem Tümpel. Dass die ungleiche Entwicklung, wenn dies zutrifft, diesem Umstand zuzuschreiben ist, ist klar. Dass dies tatsächlich der Fall ist, werde ich in anderem Zusammenhang zu beweisen suchen. Hier will ich nur hervorheben, dass die grössere Anzahl von Rotatorien im See auch darin ihren Grund haben dürfte, dass die Entwicklung dort weiter fortgeschritten ist.

Betrachtet man dagegen die Seltenheit des *Cyclops strenuus* im

Tümpel II und sein zahlreiches Vorhandensein im See I, so findet man in einem anderen Umstand eine Erklärung hierfür. Man kann kurzweg sagen, dass *Cyclops strenuus* auf Spitzbergen eine echte Seeform ist. Dass er überhaupt im Tümpel vorhanden ist, beruht darauf, dass dieser in direkter Verbindung mit einem See steht. Der *Cyclops strenuus*-Bestand des Tümpels besteht aus eingewanderten Seeexemplaren. Den Beweis dafür kann man natürlich nicht in diesem Wassersystem finden. Das geht aus einem Vergleich zwischen allen anderen Lokalen hervor, die ich auf Spitzbergen untersucht habe, in welchen *C. strenuus* vorkommt. Als einen Beweis hierfür oder einen Fingerzeig für das richtige Verhältnis dürfte man — in bezug auf dieses Lokal — annehmen können, teils dass *Cyclops strenuus* im Tümpel selten, im See zahlreich ist, teils dass die Exemplare des Sees und des Tümpels sich in ganz demselben Entwicklungsstadium befinden.

Andererseits zu entscheiden, welche Verhältnisse im Tümpel es sind, die diesen für den *Cyclops strenuus* ungeeignet machen, ist eine spätere Frage, die mit der Biologie desselben verknüpft ist.

Wie hinsichtlich der Planktonfauna, so ist auch eine Einteilung der Vegetationsfauna möglich. Wenn man die betreffenden Proben — die Proben 23, 19 und 20 — untersucht, findet man nämlich mehrere Verschiedenheiten zwischen denselben. So fehlen z. B. *Macrothrix arctica* und *Cyclops crassicaulis* in dem Moorboden (Probe 20), *Chydorus sphaericus* und *Candona rectangulata* in der Vegetation an den Ufern des Sees I (23). Über die Rotatorien gewährt Probe 23 keinen Aufschluss. Im Vegetationsrande des Tümpels (Probe 19) kommen mehrere Rotatorien vor, die nicht in dem Moorboden vorhanden sind (Probe 20), während dieser einige unbestimmbare Arten, die in der Randvegetation fehlen, beherbergt.

Aus Gründen, denen spätere Proben vermehrte Beweiskraft geben werden, bin ich der Meinung, dass kein wesentlicher Unterschied zwischen der Fauna des Vegetationsrandes im See und der des Vegetationsrandes im Tümpel vorliegt. Ich möchte dieses kurz so ausdrücken: Die Verschiedenheit ist nur zufällig und beruht darauf, dass die Randvegetation an der Stelle im See, wo ich die Probe entnahm, so spärlich war. Wäre die Probe in reicher Randvegetation genommen worden, so hätte sie sicherlich mit der Probe 19 aus dem Tümpel völlig übereingestimmt.

Demzufolge kann meines Erachtens die Fauna des Vegetationsgebiets hier nur in zwei natürlich getrennte Gebiete eingeteilt werden, nämlich teils das des Vegetationsrandes, teils das des Moorbodens.

Nachstehend will ich eine auf der obigen Darlegung begründete, tabellarische Übersicht über die Verteilung der Fauna geben. Hierbei bezeichne ich mit horizontalen Linien das Vorkommen der Arten innerhalb der verschiedenen Gebiete. Eine grobe Linie bezeichnet, dass die

Art allgemein ist, eine feinere, dass sie selten ist, eine unterbrochene Linie gibt an, dass sie ganz vereinzelt und vorübergehend innerhalb des betreffenden Gebietes vorkommen kann.

	Planktongebiet		Vegetationsgebiet	
	See I	Tümpel II	Rand-vegetation	Moorboden
<i>Lepidurus arcticus</i> juv. . . . .				
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .				
<i>Macrothrix arctica</i> . . . . .				
<i>Chydorus sphericus</i> . . . . .				
<i>Cyclops strenuus</i> . . . . .				
" <i>crassicaudis</i> . . . . .				
<i>Marænobiotus brucei</i> . . . . .				
<i>Candona rectangularata</i> . . . . .				
<i>Polyarthra trigla</i> . . . . .				
<i>Diurella bidens</i> . . . . .				
<i>Rattulus carinatus</i> . . . . .				
<i>Diaschiza gibba</i> . . . . .				
<i>Euchlanis dilatata</i> . . . . .				
" <i>oropha</i> . . . . .				
<i>Notholca striata</i> . . . . .				
<i>Anuraea aculeata</i> . . . . .				
Unbestimmbare Rotat.-Arten . . . . .				
Protozoa . . . . .				
Turbellaria . . . . .				
Nematoda . . . . .				
Tardigrada . . . . .				
<i>Chironomus</i> -Larven . . . . .				

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, dass die oben motivierte Einteilung besonders natürlich ist. So wird die Grenze zwischen dem Plankton- und dem Vegetationsgebiet nur an drei Stellen von unterbrochenen Linien überschritten. Den Grund davon habe ich oben angedeutet. Diesen Gebieten fehlen also gemeinsame Arten. Dass auch die Untereinteilung wohlbegründet ist, geht aus der obigen Tabelle deutlich hervor.

Da ich die Verbreitung der *Chironomus*-Larven in die Tabelle mit aufgenommen, sie aber im Text nicht erwähnt habe, will ich hier kurz bemerken, dass sie innerhalb aller obenerwähnten Gebiete vorkommen.



## Das Planktongebiet im See I. Vertikal- und Horizontalverteilung.

Unter den Faunengebieten, die ich oben aufgestellt habe, lädt eines zu einer eingehenderen Besprechung ein, nämlich *das Planktongebiet im See I.* Dank den Proben, die ich hier genommen habe, bin ich in der Lage, über die Verteilung der Tiere innerhalb desselben nähere Auskunft zu erteilen und dabei einige Fragen von allgemein biologischem Interesse zu berühren.

Betrachten wir zunächst Probe 16! Hier sind *Cyclops strenuus*, sowie *Daphnia pulex* mit resp. r, r, und rr bezeichnet. Von *Daphnia pulex* kommen ausserdem nur junge Exemplare vor. In Probe 11 dagegen wird das zahlreiche Vorkommen dieser Arten mit resp. c, ccc, und c angegeben. So gut wie alle Exemplare von *Daphnia pulex* sind obendrein ausgewachsen.

Das Verhältnis der Rotatorien ist diesem ähnlich. Worauf beruht nun diese höchst ungleichmässige Verteilung?

Probe 16 ist in seichtem Wasser, das nicht von Eis bedeckt ist, genommen, Probe 11 dagegen in tieferem, von Eis bedecktem Wasser. Es liegt also nahe, die Tiefe und das Eis als die Faktoren anzusehen, welche hierbei ausschlaggebend gewesen sind.

Das Eis setzt kaltes Wasser und schwache Beleuchtung der darunterliegenden Wasserschichten voraus und erzeugt beides. Wenigstens in diesem Falle. Zunehmende Tiefe wirkt in der Regel in gleicher Richtung. Was nun speziell die Temperatur anbelangt, so bildet jedoch von Eis bedecktes Süßwasser eine wohlbekannte Ausnahme. Hier steigt die Temperatur innerhalb enger Grenzen nach der Tiefe zu.

Bei einem Vergleich zwischen einerseits Probe 16, andererseits Probe 11 kann man eine Abnahme sowohl der Temperatur als der Lichtstärke konstatieren, während die Anzahl der Tiere gleichzeitig beträchtlich zunimmt.

Ist es nun eine niedrige Temperatur oder eine schwache Beleuchtung, welche die Tiere anlocken, oder sind diese Faktoren beide gleich wirksam?

Ehe ich diese Frage zu beantworten suche, will ich auf ein anderes Verhältnis hinweisen, das zur Lösung derselben beitragen kann. Dies ist die vertikale Verteilung der Tiere unter dem Eise.

Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht der Verteilung der Tiere an verschiedenen Stellen im See I sowie der Temperaturen an diesen Stellen.

	Wuhne im Eise			Eisfreies seichtes Wasser
	0—0,4 m	1 m	1,75 m	0—0,5 m
Tiefe . . . . .	0—0,4 m	1 m	1,75 m	0—0,5 m
Temperatur . . . . .	1,5°	2,25°	2,75°	4°
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .	—	r	c	rr
<i>Cyclops strenuus</i> , ad. . . . .	—	c	c	r
» » Naupl. . . . .	r	ccc	ccc	r
<i>Polyarthra trigla</i> . . . . .	r	?	+	r
<i>Notholca striata</i> . . . . .	r	?	rr	r
<i>Anurea aculeata</i> . . . . .	r	?	ccc	+

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass *Cyclops strenuus*, ad. und *Daphnia pulex* in der Wasserschicht 0—0,4 m unter der Oberfläche ganz fehlen, in einer Tiefe von 1 m selten sind, um in einer Tiefe von 1,75 m allgemein zu werden. (Gilt zunächst für die *Daphnia*.) Nauplien und Rotatorien zeigen auch eine bedeutende Steigerung von der Oberfläche nach dem Boden zu. Eine Ausnahme bildet *Notholca striata*.

Denkt man jetzt nur an die Wirkung, welche die Temperatur auf die Verteilung der Tiere ausüben kann, so muss man sagen, dass, je höher die Temperatur wird, desto zahlreicher die Tiere vorkommen. Aber ausserhalb des Eises, wo Probe 16 genommen wurde, ist die Temperatur + 4° C., also nur unbedeutend höher als die scheinbar von den Tieren am meisten bevorzugte. Hier sind jedoch alle die betreffenden Arten sehr selten.

Folgende Erklärungen dafür sind möglich.

1. Eine Temperatur von  $2\frac{1}{4}$  bis  $2\frac{3}{4}$ ° ist die für diese Arten günstigste. Sinkt oder steigt die Temperatur — wenn auch ganz unbedeutend —, so weichen die Tiere dem Wasser aus.

Eine derartige Erklärung braucht kaum kritisiert zu werden. Sie widerspricht allen früheren Forschungsergebnissen, und, an und für sich absurd, wird sie durch die weit einfachere Erklärung unnötig, welche gewonnen wird, wenn ausser der Temperatur auch die Lichtstärke als ein auf die Verteilung einwirkender Faktor mit in Betracht gezogen wird.

2. Eine Temperatur höher als + 1 bis 2° ist die für die Tiere günstigste. Dass sie in diesem Fall in einem Wasser mit einer Temperatur von + 4° so gut wie gar nicht vorhanden sind, beruht nicht darauf, dass diese Temperatur ungünstig ist. Hier werden im Gegenteil die Tiere gezwungen, ein Wasser von für sie besonders günstiger Temperatur zu verlassen, weil dasselbe einer für sie besonders ungünstigen Beleuchtung ausgesetzt, und diese letztere der stärkere und ausschlaggebende Faktor ist.

Diese Erklärung ist möglicherweise richtig. Sie lässt sowohl die Temperatur als die Lichtstärke auf die Verteilung der Tiere einwirken, zeigt in Probe 11, wie die Verhältnisse sich gestalten, wenn diese Faktoren zusammenwirken, in Probe 16, wenn sie in Widerspruch zu einander geraten. Dieser Widerspruch lässt die Lichtstärke als den stärkeren Faktor, anscheinend den alleinbestimmenden hervortreten.

3. Die Temperatur innerhalb der engen Grenzen, wie sie hier in Rede stehen ( $+1$  bis  $+4^{\circ}$ ), ist ohne Einfluss auf die Verteilung der Tiere. Die niedrigste ist ebenso günstig wie die höchste oder event. ebenso ungünstig. Die Lichtstärke allein bestimmt die Verteilung. Die Tiere vermeiden das stärkere Licht ausserhalb des Eises in seichtem Wasser. Sie vermeiden auch die Oberfläche des Wassers in Löchern im Eisfelde, um sich hier nach dem Boden zu, wo die Lichtstärke schwächer und günstiger ist, zu häufen.

Diese Erklärung scheint mir die annehmbarste zu sein. Die Verteilung der Tiere im See I wird mit anderen Worten durch ihre negative Phototaxis (Leukophobie oder Lichtscheu) bestimmt.

Wie ich weiter unten zeigen werde, sind in den Süssgewässern, die ich auf Spitzbergen untersucht habe, die Bedingungen für ein negativ phototaktisches Reagieren der Planktontiere im allgemeinen nicht vorhanden. Meines Erachtens trifft man in dem obigen Fall auch nicht den Kern der Sache dadurch, dass man glaubt, mit dem Ausdruck "negative Phototaxis" das Problem gelöst zu haben. Meiner Ansicht nach beruht die ungleichmässige Verteilung im See I lediglich auf einer Trägheit der Tiere, einem Festhalten an schon herrschenden Verhältnissen oder einer Reaktion gegen eine vor kurzem eingetretene Veränderung.

Der jetzige Entwicklungsstandpunkt im See I zeigt, dass die Entwicklung überhaupt mit einem Stadium angefangen hat, wo so gut wie der ganze See eisbedeckt war. Die Verhältnisse, die unter diesem Eise, das jetzt erst abzuschmelzen angefangen hatte, herrschten, müssen u. a. durch eine verhältnismässig geringe Lichtstärke gekennzeichnet gewesen sein. Sowohl das Eis selbst als der Schlamm, welcher von dem abschmelzenden Eise ins Wasser kam, haben zusammen in dieser Richtung gewirkt. Die Tiere wurden mit anderen Worten von Anfang an an eine schwache Beleuchtung gewöhnt. Als später, gleichzeitig mit dem weiteren Abschmelzen des Eises, die Beleuchtung an einigen Stellen stärker wurde, war es ganz natürlich, dass man die Tiere in diesen durch für sie fremde Verhältnisse charakterisierten Teilen des Sees nicht so zahlreich fand wie an den Stellen, wo die äusseren Verhältnisse im grossen und ganzen noch immer unverändert waren. Es ist also nur ein Festhalten an schon herrschenden Verhältnissen, das sich in diesem Fall als negative Phototaxis äussert.

Um das Problem klarer zu machen, will ich veranschaulichen, wie diese Verhältnisse sich später im Sommer gestalten.



Das Eis ist dann abgeschmolzen. Der ganze See ist, infolge seiner geringen Tiefe und weil das Wasser nach dem Eisbruch klarer wird, bis auf den Boden vollständig durchleuchtet. Eine negativ phototaktische Reaktion ist mit anderen Worten unmöglich. Nachdem die Tiere sich allmählich an diese Beleuchtung gewöhnt haben, müssen sie nun, wenn die Beleuchtung aus irgend einem Grunde verändert wird, positiv phototaktisch reagieren. Hierauf werde ich jedoch später zurückkommen.

Ehe ich dieses Kapitel beende, will ich ferner die Aufmerksamkeit auf einen Umstand hinlenken, der in diesem Zusammenhang eine gewisse Aufmerksamkeit verdient. Ich meine den gänzlichen Mangel an Pigment bei den vorhandenen Daphnien.

Es enthält an und für sich nichts Unerwartetes, dass diese planktonischen Daphnien hyalin sind. Eher das Gegenteil. Bei einem Vergleich mit den Verhältnissen anderer Seen und Tümpel auf Spitzbergen erhält es jedoch ein gewisses Interesse. In diesen allen sind die Daphnien m. o. w., meistens stark, gefärbt. Dass dies im See I nicht der Fall ist, beruht mit Sicherheit gerade auf der schwachen Beleuchtung, die die Eisdecke verursacht, und dauert sicherlich nicht länger als die Eisdecke fortbesteht. Den Beweis hierfür werde ich weiter unten erbringen.

### Besprechung der einzelnen Arten.

Bevor ich zu einer kurzen Besprechung der hier vorkommenden, in biologischer oder systematischer Hinsicht interessanten Arten unter den Crustaceen und Rotatorien übergehe, möchte ich vorerst eine Sache feststellen, die teilweise als Ausgangspunkt für das Folgende dienen muss. Einige dieser Arten bringen nämlich den Winter in der Gestalt von Dauereiern zu. Dies gilt u. a. von allen Cladoceren und Rotatorien. Für diese nehme ich also das Dauerei als Ausgangspunkt der Entwicklung am Anfang des Sommers an.

Für die Copepoden dagegen gestalten sich die Verhältnisse bedeutend komplizierter. Ich kann daher nichts über ihre Überwinterung mitteilen, ohne wichtigen, auf andere Tatsachen basierten Schlussfolgerungen vorzugreifen, werde aber bei der zusammenfassenden Behandlung der betreffenden Arten darauf zurückkommen. Hier will ich nur zeigen, welche Stadien überhaupt vorhanden sind.

### *Daphnia pulex*.

Um in exakter Weise die bei *Daphnia pulex* vorkommende Variation zu veranschaulichen, werde ich nachstehend von jedem Lokal Tabellen mit Angaben von Massen einiger veränderlichen Körperteile mitteilen.

In diesen Tabellen ist:

T = der Abstand vom Vorderrande des Kopfes bis zur Basis der Spina — die totale Körperlänge.

A = der Abstand vom Vorderrande des Kopfes bis zur Mitte des Auges.

B = der Abstand von der Mitte des Auges bis zum Hinterrande des Kopfes.

$A + B$  = die ganze Länge des Kopfes.<sup>1</sup>

V = die Länge der Schalenklappen vom Vorderrande bis zur Basis der Spina.

$A + B + V = T$ .

H = die grösste Höhe.

S = die Länge der Spina.

R = die Länge des Rostrums.

O = der Durchmesser des Auges winkelrecht zur Längsrichtung des Körpers.

Die Masse sind in Hundertsteln von mm angegeben.

Was die Tabellen im übrigen betrifft, habe ich nur eine geringe Anzahl gemessener Tiere darin aufgenommen. Diese sind jedoch so gewählt, dass sie sowohl die Extreme nach beiden Richtungen hin, in bezug auf Grösse und Spinalänge, als auch eines oder einige dazwischenliegende Fälle repräsentieren. Sie geben also trotz der geringen Zahl der gemessenen Tiere ein völlig getreues Bild von der Daphnien-Population in jedem einzelnen Fall. Besonders mit Rücksicht auf spätere Tabellen, in welchen die verschiedenen Generationen als verschiedene Grössengruppen erscheinen, ist es wichtig sich zu erinnern, dass, trotz der geringen Zahl gemessener Tiere, die Abgrenzung der Grössengruppen nach oben und nach unten nicht zufällig oder willkürlich ist, sondern dass sie die Verhältnisse tatsächlich so, wie sie sind, wenn man alle die Tiere in den Proben berücksichtigt, abspiegelt.

---

<sup>1</sup> In den ursprünglichen Tabellen hatte ich  $A + B$  mit vier Massen angegeben, nämlich: der Entfernung vom Vorderrande des Kopfes — Vorderrande des Auges — Hinterrande des Auges — Nebenaugen — Hinterrande des Kopfes, um wenn möglich eine Temporalvariation hinsichtlich dieser Entfernungen zu konstatieren. Da keine solche hat wahrgenommen werden können, führe ich sie jetzt nicht in den Tabellen an.

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Pr. 11</b>						
309	$\frac{5.4}{2.55}$	166	30	20	12	Ad.
279	$\frac{5.1}{2.28}$	166	27	17	12	»
272	$\frac{4.9}{2.23}$	160	27	18	11,5	»
268	$\frac{4.7}{2.91}$	156	27	18	12	»
265	$\frac{4.9}{2.16}$	156	27	19	11	»
248*	$\frac{4.4}{2.04}$	132	26	16	8,5	»
<b>Pr. 16</b>						
83	$\frac{1.8}{0.5}$	44	41	—	—	Juv.
82	—	—	41	—	—	»
73	—	—	33	—	—	»
<b>Pr. 21</b>						
82	$\frac{2.0}{0.2}$	—	44	—	—	Juv.
82	$\frac{2.0}{0.2}$	44	48	—	—	»
73	$\frac{1.8}{0.5}$	47	43	—	—	»

Ad., eph., juv. . . . .	Ad.	=	=	=	=	=
Stacheln d. Abd. . . . .	17	17	17	17	—	—
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . . .	$\bar{5}_2^1$	$\bar{7}_2$	$\bar{5}_2$	6	—	—
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . . .	11	11	13	11	—	—
A. II 4 <sup>2</sup> . . . . .	—	—	—	—	42	39,5
A. II 3 . . . . .	—	—	—	—	47	43
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk . . . . .	—	—	—	—	24	22
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	—	—	—	—	28	24
Ovarium . . . . .	4 zellgr.	=	=	=	—	—
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	23	24	22	24	—	—

Wie die Tabelle zeigt, sind die Daphnien in Probe 11 besonders einheitlich. Die Variationen in T sind recht gering, 248 bis 309, was darauf deutet, dass diese Daphnien aus den überwinterten Dauereiern ungefähr gleichzeitig entwickelt worden sind. Einen noch sichreren Beweis hierfür bildet die geringe Variation der Spinalänge, 26 bis 30. Hierauf werde ich jedoch später zurückkommen.

<sup>1</sup>  $\bar{5}_2 = 5$  grössere und 2 kleinere Stacheln in der Gruppe der grösseren.

<sup>2</sup> A. II 4 = der 4-gliedr. Antennenast, A. II 3 = der 3-gliedr. Antennenast.



Unter den Charakteren, die diese Daphnien kennzeichnen, will ich zunächst zwei herausheben, welche auf die zufällig herrschenden äusseren Verhältnisse zurückzuführen sind, nämlich teils dass die Tiere ungefärbt, hyalin, sind, teils dass der Schalenstachel so kurz ist. Den ersteren Umstand habe ich schon früher erwähnt, auf den letzteren werde ich später zurückkommen.

Als Rasse zeichnen sich diese Daphnien vor allem dadurch aus, dass das Rostrum (R.) lang und das Nebenauge undeutlich oder nicht sichtbar ist. Das Auge ist dicht bei der unteren, vorderen Kopfkontur, welche stark konkav ist, gelegen.

Von der Frühlingsform LILLJEBORGs (1900) weichen sie dadurch ab, dass die Rückenkontur im Verhältnis zur Bauchkontur schwach gewölbt ist, wodurch die Spina dorsal von der Mittellinie ausgehen muss. Die untere Kontur des Kopfes ist stärker konkav, das Rostrum ist länger. Die Form des Kopfes nähert sich FISCHERs *D. middendorfsana*, obgleich die Konkavität bei dieser nicht so stark ist.

Hinsichtlich der Körperteile will ich nur erwähnen, dass A. II. von der Zeichnung LILLJEBORGs (Tab. X, Fig. 3) darin abweicht, dass die Borste des ersten Gliedes des 3-gliedrigen Antennenastes mit ihrem ersten Glied die Spitze des Astes nicht erreicht. Das Verhältnis zwischen dem äusseren Teil des Antennengliedes und dem Borstenglied ist für ein paar Fälle 139:156, 131:143. Nach LILLJEBORGs Zeichnung ist das Borstenglied länger als das Antennenglied. Ich mache hierauf aufmerksam, weil das Verhältnis sich als veränderlich erweist.

Der Hinterrand des Abdomens ist schwach konvex und mit 17 bis 20 kräftigen Stacheln versehen. Betreffs der Bewaffnung im übrigen verweise ich auf die Tabelle, wo mit "gr." die Gruppe von grösseren Stacheln gemeint ist, die an der basalen Hälfte der Abdominalklaue sitzt. "kl." bezeichnet die Gruppe von kleinen Stacheln, die an der Klaue im Verhältnis zu den vorigen proximal sitzen.

Von diesen erwachsenen Daphnien weichen die jüngeren Exemplare in den Proben 16 und 21 durch im Verhältnis zum Körper grossen Kopf

(Verhältnis  $\frac{A+B}{V}$  ist gross), gerade untere Kopfkontur und kurzes Rostrum ab. Diese Merkmale sind ausschliesslich durch ihr geringes Alter bedingt. Ein einziger Charakter, nämlich die Grösse des Nebenauges, bedeutet eine ausgeprägtere morphologische Verschiedenheit. Die Stacheln am Abdomen u. s. w. sind unvollständig entwickelt.

Aus der Tabelle geht hervor, dass die jungen Exemplare eine nicht nur verhältnismässig, sondern auch absolut längere Spina als die älteren haben. Der Unterschied ist beträchtlich, indem die Spina der jüngeren ungefähr  $1\frac{1}{2}$  bis  $1\frac{2}{3}$  mal so lang ist wie die der älteren. Später werden wir während der ersten Hälfte des Sommers sehen, wie dies sich von Lokal zu Lokal wiederholt. Dieses Verhältnis werde ich allmählich

in seinen Einzelheiten diskutieren. Hier will ich es nur mit einer Sache kombinieren, nämlich mit der Temperatur, und im Zusammenhang damit die schon zurückgelegte Entwicklung in diesem Fall rekonstruieren.

Die älteren Individuen (Probe 11) kamen aus den Dauereiern hervor, während so gut wie der ganze See eisbedeckt und die Temperatur niedrig war. Das Eis verursachte eine schwache Beleuchtung, an welche sie sich also von Anfang an gewöhnten. Die niedrige Temperatur bewirkte dagegen eine kurze Spina. Wir finden daher, dass diese älteren Individuen, mit kurzer Spina, in den am schwächsten beleuchteten Teilen des Sees angesammelt sind.

Als die jüngeren Individuen (Probe 16 und 21) aus den Dauereiern hervorkamen, war das Eis an den Ufern und im Tümpel abgeschmolzen. Die Beleuchtung war infolgedessen stärker, die Temperatur höher. Sie wurden von Anfang an an starke Beleuchtung gewöhnt und erhielten infolge der höheren Temperatur eine längere Spina. Wir sehen deshalb diese jüngeren Individuen, mit langer Spina, sich in den am besten beleuchteten Teilen des Sees und im Tümpel ansammeln.

Vorläufig begnüge ich mich damit, diese Umstände als wahrscheinlich darzustellen.

Hinsichtlich des Zustandes der Ovarien herrschen bei den erwachsenen Tieren folgende Verhältnisse. Einige haben die Ovarien mit 4-Zellgruppen zur Bildung von Subitaneiern ausgefüllt. Angeschwollene Epithelzellen sind nicht vorhanden. Keine Eier sind reif oder in den Bruträumen. Dotterbildung nicht angefangen.

Andere haben die Ovarien mit einer hellen, gelbgrünen Masse mit hier und da unterscheidbaren Kernen angefüllt. Die Dotterbildung in vollem Gange. Eine Anzahl Eier sind vielleicht in den Ovarien zu unterscheiden. Keine Eier in den Bruträumen.

Bei den jungen Exemplaren ist der Inhalt der Ovarien heller. 4-Zellgruppen füllen nur einen Teil des Ovariums. Angeschwollene Epithelzellen sind vorhanden.

Alle Daphnien im See I und im Tümpel II gehören also der ersten, aus den Dauereiern hervorgegangenen Generation an. Sie haben ihre Fortpflanzung noch nicht angefangen, sind aber alle im Begriff, binnen längerer oder kürzerer Zeit Subitaneier zu erzeugen. Alle Exemplare sind ♀.

### **Macrothrix arctica.**

Da die grössere Zahl der Individuen nicht erwachsen ist, kann ich auf ihren Bau nicht näher eingehen. Ich teile hier nur einige Masse einer Anzahl der grössten mit, welche Masse bestätigen werden, dass das erwachsene Stadium noch nicht erreicht ist. Die Masse sind in mm angegeben.

Länge . . . . .	0,59	0,55	0,42	0,41
Höhe . . . . .	0,35	0,36	0,28	0,24
Länge der A. I. . . .	0,15	0,14	0,11	0,11

Nur ein ♀ mit 2 Subitaneiern im Brutraum wurde wahrgenommen. Die übrigen Exemplare haben noch keine Eier ausgebildet. Nur ♀ sind vorhanden.

*Macrothrix arctica* besteht also aus der aus den Dauereiern hervorgegangenen 1sten Generation, welche in der Regel nicht erwachsen und nur in ganz einzelnen Fällen zur Subitaneierbildung gelangt ist.

### *Chydorus sphaericus.*

Fast keine Exemplare sind erwachsen oder eiertragend. Sehr wenige (rr) ♀ tragen Eier, und zwar immer 2 Subitaneier im Brutraum. Die nebenstehende Tabelle gibt die Masse einiger eiertragenden Individuen an (in  $\frac{1}{100}$  mm).

♀. ♂. juv. . . . .	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	—
Länge . . . . .	36,5	36,5	36	36,5	36	36	35	35	35	37	—
Höhe . . . . .	36	35	33,5	34,5	36	37	35	36	35	36	—
Dauereier . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sub.-eier . . . . .	2	2	2	2	2	—	2	2	2	2	—
Ohne Eier . . . . .	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—
Rostr.—1. Auge <sup>1</sup> . . .	7	7	8	7	8	7,7	7	7	6,5	7	6,5
1. Auge—2. Auge <sup>1</sup> . .	5,5	6	6,5	6,3	6,5	6,5	7	6,5	6	6	6,5

Da ihr Bau nichts Bemerkenswerthes aufzuweisen hat, will ich ferner nur andeuten, dass die Retikulierung schwach und auf den vorderen, unteren Teil der Klappen beschränkt ist.

Ausser diesen m. o. w. ausgewachsenen Individuen, die alle ♀ sind, gibt es eine Anzahl Ehippien vom vorigen Jahr, von welchen einige noch Eier enthalten. Aus diesen ist ersichtlich eine 1:ste Generation hervorgegangen, die ausschliesslich aus ♀ besteht, welche grösstenteils jung sind und nur in einzelnen Fällen 2 Subitaneier ausgebildet haben.

### *Cyclops strenuus.*

Da ich die Morphologie und die Biologie des *Cyclops strenuus* weiter unten im Zusammenhang behandeln werde, will ich hier nur einige Einzelheiten andeuten, um dieselben später zur Hand zu haben.

<sup>1</sup> Die Masse sind von anderen Ex. als den obigen genommen.



Von *Cyclops strenuus* kommen hier nur erwachsene Individuen und Nauplien vor. Alle Zwischenstadien fehlen gänzlich.

Die erwachsenen sind beinahe alle ♀, von denen die meisten Eiersäcke, mit 10 bis 15 Eiern in jedem, haben. ♀ cc.

Nur einzelne ♂ sind vorhanden. ♂ rr.

Nauplien kommen in einigen Proben in ungeheuren Massen vor. Nauplien ccc.

Die Länge ohne Furkalborsten schwankt zwischen 1,35 und 1,56 mm für ♀ und beträgt 1,13 mm bei ♂.

### *Cyclops crassicaudis.*

Von *Cyclops crassicaudis*, welcher hier, wie im allgemeinen auf Spitzbergen, besonders spärlich (rr) vorkommt, finden sich nur erwachsene Exemplare, sowohl ♀ als ♂. Es wurde kein einziges ♀ mit Eiersäcken wahrgenommen. Nicht ausgewachsene Stadien fehlen ganz. Ob Nauplien vorhanden sind, kann man nicht entscheiden, weil sie in solchem Falle von den *Marænobiotus*-Nauplien nicht zu unterscheiden sind.

Die Systematik und die Biologie dieser Art werde ich im Zusammenhang in der Zusammenfassung behandeln.

### *Marænobiotus brucei.*

Kommt in Probe 19 selten (r) und nur als Nauplien vor. In Probe 20 sind Nauplien and Metanauplien allgemein (cc), auch einzelne ältere Exemplare (rr). Erwachsene Individuen fehlen jedoch.

Im übrigen weise ich auf die Zusammenfassung hin.

### *Candona rectangulata.*

Nur kleine Junge und noch nicht erwachsene Individuen kommen in Tümpel II zwischen der Vegetation allgemein vor.

### *Polyarthra trigla.*

*Polyarthra trigla* kommt in den vorigen Proben recht spärlich vor.

Da die Grösse mit dem Kontraktionszustande stark wechselt, werde ich von den Massen, die ich genommen, nur die Länge der Schwimmanhänge mitteilen.

Für eine Anzahl gemessener Exemplare wechselt die Länge der An-

hänge zwischen 145 und 190  $\mu$ . Wie ersichtlich, ist der Wechsel der Länge beträchtlich gross.

Eine geringe Anzahl tragen Eier, und zwar stets 1—2 Subitaneier.

### *Anuræa aculeata*.

Unter den zahlreichen Individuen von *Anuræa aculeata*, die hier vorhanden sind, kann man zwei Typen unterscheiden, einen, der durch Stacheln an den hinteren Seitenecken der Lorika gekennzeichnet ist, den anderen dadurch, dass er keine solche Stacheln hat. Innerhalb des ersteren können sowohl die Anzahl der Stacheln wie die Länge derselben beträchtlich wechseln. Einige haben nur einen kurzen Stachel, andere 2 kurze von zuweilen verschiedener Länge, andere wieder 2 längere, die meistens ungleich lang sind. Zwischen denjenigen, die keine, und denjenigen, die 2 ziemlich lange Stacheln haben, findet sich also eine recht vollständige Reihe von Übergangsformen.

Fig. 67 zeigt einige Formen dieser Serie.

Hierunter werde ich vorläufig gar nicht darauf eingehen, zu welchen bis jetzt festgestellten Varietäten von *Anuræa aculeata* diese verschiedenen Formen zu zählen sind.

Aus Gründen, welche aus der folgenden Darstellung hervorgehen, werde ich einstweilen nur die stachellosen und die stacheltragenden auseinanderhalten.

Als Ausgangspunkt der Behandlung werde ich mich der untenstehenden Tabellen bedienen. Die erste umfasst stachellose, die zweite stacheltragende Exemplare. Die Masse bedeuten  $\mu$ . Die in den Tabellen aufgeführten Exemplare sind ganz beliebig herausgegriffen, weshalb sie ein ziemlich korrektes Bild von den Verhältnissen im allgemeinen abgeben dürften. Die Ergebnisse werden übrigens durch Beobachtungen an einem bedeutend grösseren Material bestätigt werden.

Länge (ohne Stacheln) .	119	121	119	121	121	121	116	124	117	119
Breite . . . . .	68	68	68	71	71	68	71	71	68	76
Länged. Vorderstacheln	20	22	20	25	24	22	26	26	24	36
» » Hinter- »	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Zahl » » »	—	—	—	—	—	—	—	—	—	— <sup>1</sup>
» » Eier . . . . .	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Länge (ohne Stacheln) .	119	121	122	124	119	119	119	119	126	119
Breite . . . . .	75	76	75	85	75	71	75	75	71	71
Länged. Vorderstacheln	37	36	37	34	46	34	36	34	31	36
» » Hinter- »	24	10 u. 27	17	31 u. 14	17 u. 24	14 u. 24	22	7	14	27 u. 31
Zahl » » »	1	2	1	2	2	2	1	1	1	2
» » Eier . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—

<sup>1</sup> Eine Andeutung von einem Stachel.

Was bei einem Vergleich der obigen Tabellen zunächst in die Augen fällt, ist, dass

I) die stachellosen Individuen Eier tragen, während die stacheltragenden keine solche haben.

Diese Regel ist so konstant, dass von 20 Ex. nur ein einziges (5 %) eine Ausnahme bildet. Untersuchen wir dieses einzige, so finden wir, dass es in einigen von den unten behandelten Charakteren sich den stachellosen nähert.

Ferner geht aus dem Vergleich hervor, dass

II) die stachellosen Individuen kürzere, vordere Schalenstacheln haben als die stacheltragenden, und dass

III) die stachellosen Individuen nicht ganz so gross sind wie die stacheltragenden.

Wie man sieht, bildet das letzte Ex. der oberen Tabelle eine Ausnahme von II und III. Es nähert sich auch den stacheltragenden dadurch, dass eine sehr kurze Andeutung von einem hinteren Schalenstachel vorhanden ist.

Sucht man an der Hand des Obigen den Grund der hervorgehobenen Verschiedenheiten zu finden, so scheint es mir am plausibelsten, den Zeitpunkt der Geburt der verschiedenen Individuen als in jedem Fall bestimmend anzunehmen. Und zwar teils so, dass das Alter und der Platz des Individuums im Generationszyklus die Entwicklung gewisser Eigenschaften hervorrufen oder verhindern, teils so, dass die äusseren Verhältnisse zur Zeit der Geburt des Individuums seiner Organisation ihr Gepräge aufgedrückt haben.

Ohne vorläufig auf die Arbeiten einzugehen, welche die Variation (Zyklomorphose) der *Anurea aculeata*, *cochlearis* und anderer nahestehenden Formen behandeln, will ich hier kurz den Entwicklungsgang, der mir am wahrscheinlichsten scheint, sowie die Begründung desselben, erörtern.

Wie ich oben angedeutet habe, und was ohne Ausnahme von allen übrigen Arten bestätigt wird, hat die Entwicklung in diesem Wassersystem eben angefangen. Nur in Ausnahmefällen ist diese Entwicklung so weit fortgeschritten, dass Fortpflanzung eingetreten ist und Eier gebildet sind. In den meisten Fällen ist Eierbildung bevorstehend oder m. o. w. weit entfernt. Eine Anzahl überwintender Dauereier sind noch nicht entwickelt worden.

Da wir nun innerhalb *Anurea aculeata* zwei morphologische Gruppen unterscheiden können, von welchen die eine sich in lebhafter Fortpflanzung befindet — beinahe alle Individuen tragen Eier — während für die andere nur in reinen Ausnahmefällen, und zwar bei der ersten Gruppe auch morphologisch nahestehenden Formen, die Fortpflanzung angefangen hat, müssen wir daraus schliessen, dass die erste in Fortpflanzung begriffene Gruppe die ältere ist.



Die kurze Zeit, in der die Entwicklung hat vor sich gehen können, nebst Vergleichen mit allen anderen Arten, auch den übrigen Rotorien, scheint mir die Richtigkeit dieser Folgerung ausser Zweifel zu stellen. Ich will besonders bemerken, dass ich sie gezogen habe, ohne die morphologischen Charaktere als Beweismittel anzuwenden.

Ausgangspunkt für die Entwicklung am Anfang des Sommers sind die überwinternden Dauereier. (Hierauf werde ich später zurückkommen.) Da ferner, aus oben angegebenen Gründen, das Vorkommen mehr als einer Generation als ausgeschlossen anzusehen ist, gehören alle die Individuen von *Anuraea aculeata*, die jetzt vorhanden sind, der aus den Dauereiern hervorgegangenen 1:sten Generation an. Die erstgeborenen Individuen dieser 1:sten Generation sind die stachellosen Exemplare, die jetzt Eier tragen. Allmählich sind aus den Dauereiern stacheltragende Individuen hervorgekommen, und zwar wahrscheinlich in der Weise, dass die Serie, die aus den stachellosen als Ausgangspunkt, den mit 2 längeren Stacheln versehenen als Endpunkt und den übrigen Formen als Zwischengliedern gebildet wird, auch eine fortlaufende Kontinuität in der Zeugungszeit bezeichnet. Wie ich oben angedeutet, und die Tabellen zeigen, gibt es keine Lücke zwischen stachellosen und stacheltragenden Formen. Die Einteilung ist aus reinen Zweckmässigkeitsgründen gewählt worden.

Lediglich dank der besonders günstigen Tatsache, dass gerade zu der Zeit, als die Proben genommen wurden, nur die stachellosen Individuen Eier gebildet hatten, wird die obige Reihenfolge für die Zeugungszeit bestimmbar. Wenn auch die stacheltragenden Zeit gehabt hätten, Eier zu bilden, dann wäre es unmöglich gewesen, mit den Gründen, die jetzt benutzt worden sind, eine derartige Reihenfolge darzulegen. In diesem Fall hätte man mit Hilfe der morphologischen Verschiedenheiten eine Zeitfolge konstruieren müssen. Zu diesem Zweck wäre man genötigt gewesen, gewisse bestimmte, äussere Verhältnisse als Ursache einer gewissen Form vorauszusetzen. In diesem Fall kann man aber von gewissen äusseren Verhältnissen ausgehen und direkt wahrnehmen, welche Form damals aufgebaut wurde, als dieselben herrschten. Der Vorteil davon liegt klar zutage.

Um den Unterschied zwischen stachellosen, eiertragenden, und stacheltragenden, ohne Eier, noch mehr zu bestätigen, will ich erwähnen, dass von 52 Ex. ohne Schalenstachel 44 Ex. oder 85 % Eier hatten, während von 38 Ex. mit Schalenstachel nur 2 Ex. oder 5 % solche hatten.

Sieht man nun nach, welche äusseren Verhältnisse während der Zeit geherrscht haben, als die resp. *Anuraea*-Formen sich entwickelten, so sind aus dem Resultat, zu welchem man kommen kann, keine absoluten Masse zu entnehmen. Solche würden auch nicht von besonderem Wert sein. Die Hauptsache ist, dass ein Vergleich zwischen den äusseren Verhältnissen während des Anfangs und des Verlaufes der Zeu-

gungszeit möglich ist. Ein derartiger Vergleich ergibt dann folgendes Resultat.

Die ältesten, stachellosen Individuen müssen ihre Embryonalentwicklung während einer Zeit, als die Abschmelzung eben angefangen hatte, durchgemacht haben. Die Temperatur war da niedriger, die Beleuchtung schwächer und der Vorrat von Nahrungsmitteln geringer, als er während des übrigen Teils der Abschmelzungszeit werden konnte. Was Temperatur und Beleuchtung anbelangt, so sind diese schon früher zur Genüge klargelegt worden. Dass die Nahrung, aus welchen Organismen sie auch besteht, auch im Anfang am wenigsten reichlich sein muss, ist wenigstens für den ausgefrorenen Tümpel II ganz unzweifelhaft. Gleichzeitig damit, dass diese drei Faktoren sich bessern, sehen wir die Individuen, die aus den Dauereiern hervorkommen, die Reihe morphologischer Veränderungen erleiden, über welche wir oben Bericht erstattet haben.

Zu welchen Schlussfolgerungen kann nun dies berechtigen? Ehe ich diese Frage zu beantworten suche, will ich einen Umstand noch mehr hervorheben, der von der allergrössten Bedeutung ist, nämlich den, dass sämtliche Individuen aus überwinternden Dauereiern hervorgegangen sind, also alle derselben 1:sten Generation angehören. Hierdurch wird jede Möglichkeit, die Variationen als eine von Generation zu Generation gesteigerte, erblich fixierte Tendenz zur Entwicklung in einer gewissen Richtung zu erklären, von Anfang an völlig ausgeschlossen.

Die Variationen müssen auf die äusseren Verhältnisse als Ursache zurückgeführt werden.

Unter diesen dürfte man ohne weiteres von der Beleuchtung als möglicherweise wirksamem Faktor absehen können. Alle bis jetzt bekannten Verhältnisse deuten in diese Richtung.

Beobachtungen über den Verlauf der Variationen in anderen Gewässern geben auch keine Andeutung von einem Zusammenhang zwischen dem Verlauf der Variationen und der Beleuchtung.

Ein anderer Faktor, den ich auch nicht berücksichtigen kann, ist die chemischen Verhältnisse im Wasser. Meine Untersuchungen ermöglichen nämlich keine Beurteilung derselben. Da, wie ich unten zeigen werde, ein anderer Faktor ungesucht die Variation erklärt, ist dies jedoch von geringem Nachteil.

Was aber die Nahrung angeht, so widerspricht die Natur der Variationen dieser als Ursache. Die Variationen zeigen sich nämlich nicht als eine Variation der Grösse überhaupt, sondern darin, dass neue Teile (Hinterstacheln) hinzukommen und allmählich an Länge zunehmen, und dass auch die Länge der Vorderstacheln zunimmt. Hierzu kommt, dass die endgültige Form schon früh als definitiv bestimmt angesehen werden muss. *Anurea aculeata* wechselt nämlich nicht (nach der üblichen

Ansicht) die Schale bei Lebzeiten des Individuums. Und zwar im Gegensatz zu den Crustaceen. Die endgültige Form wird wahrscheinlich noch innerhalb der Schale des Dauereies fixiert, weshalb eine reichliche Nahrung während der künftigen Entwicklung nicht im Stande sein dürfte, auf die Morphologie des Individuums irgend welchen Einfluss auszuüben. Weiter unten werden wir auch sehen, dass dies prinzipiell zum Teil auch für *Daphnia pulex* gilt.

Schon während der ersten, innerhalb der Eierschale verlaufenden Stadien kann dagegen die Wassertemperatur die Entwicklung des Individuums beeinflussen. Ich glaube auch, dass man in diesem Fall die Temperatur als den Faktor ansehen muss, der die Variationen verursacht und geregelt hat. Eine Steigerung der Temperatur ruft die Stacheln oder eine Zunahme ihrer Länge hervor.

Dass die Temperatursteigerung so gering gewesen ist spricht nicht gegen diese Annahme, da jedenfalls eine Temperatursteigerung stattgefunden hat.

Ich will vorläufig diesen Umstand verlassen, um in anderen Fällen, mit neuen Gründen, auf denselben zurückzukommen. Dass ich hier teils meine Auffassung des wirklichen Verlaufes, teils seine Ursachen so ausführlich zu motivieren gesucht habe, beruht darauf, dass sie so vollständig und in gewissen Fällen so prinzipiell den Ansichten widerspricht, welche KRÄTSCHMAR (1908) in seiner ausführlichen Monographie über den Polymorphismus der *Anuræa aculeata* verteidigt.

Hier will ich nur mit ein paar Worten den Verlauf rekonstruieren und dabei die verschiedenen Formen mit den Namen<sup>1</sup> aus früherer Literatur bezeichnen, die ihnen zunächst zugeteilt werden können.

Aus den überwinternden Dauereiern von *Anuræa aculeata* im See I und Tümpel II gehen nach der Zeitfolge hervor: *Anuræa curvicornis* f. *brehmi*, *Anuræa valga* f. *monospina*, *Anuræa valga* f. *heterospina* und *Anuræa aculeata typica*. Siehe Fig. 67.

Bis zum 10. Juli hat in der Regel nur *Anuræa curvicornis* f. *brehmi* Eier gebildet. Diese Eier sind Subitaneier. Nur ♀ sind wahrgenommen worden.

### **Notholca striata.**

*Notholca striata* kommt hier im Planktongebiet selten vor. Alle Individuen zeichnen sich durch ihre im Verhältnis zur Länge ungewöhnlich grosse Breite und durch die äusserst kurzen Stacheln am Vorderrande der dorsalen Hälfte der Lorika aus. Eine Andeutung von einem Hinterstachel fehlt ganz.

<sup>1</sup> Die Namen nach KLAUSENER (1908 a). Siehe weiter Kap. IV.



Die folgende Tabelle gibt die Grösse (in  $\mu$ ) von einigen gemessenen Individuen an. Die Länge wird ohne Stacheln gerechnet. "Stachel" gibt die Länge der dorsalen Mittelstacheln am Vorderrande an.

Länge . . . . .	119	114	112	112
Breite (die grösste) . .	112	99	111	111
» oben . . . . .	—	75	82	85
Stachel . . . . .	17	12	10	12



Phot. d. 16/7 1910. O. Olofsson.

Fig. 4. Landschaft im Inneren von Mimers Tal mit den Teichen III und IV.

Hinsichtlich des feineren Baues weicht der Vorderrand der ventralen Hälfte der Lorika von den Zeichnungen WEBERS (1898) und v. HOFSTENS (1909) ab.

Siehe im übrigen die Figur 64 a, Kap. IV.

#### Mimers Tal den 15/7—16/7 und 8/s.

Die hier untersuchten Gewässer, Teich III, IV und Tümpel V, sind etwa 5 km in das Tal hinauf, das von der Mimers Bucht gleich südlich vom Pyramidenberg an der Klaas Billen Bay in westlicher Richtung sich in das Dickson-Land hinein ausdehnt, gelegen. Sie liegen, wie man aus der Karte und den Photographien ersehen kann, in dem sanft hüge-

ligen Gelände unterhalb der Devon- (und Karbon-) Gebirge des nördlichen Talabhanges in einer Höhe von etwa 80 Metern über dem Fjord. Ihre Latitude ist  $78^{\circ} 40' 30''$  n. Br.

Diese Gegend gehört zu dem durch ein günstiges, kontinentales Fjordklima gekennzeichneten inneren-östlichen Gebiet. Schon früh im Sommer wird der Boden, wenigstens auf dem Niveau der Gewässer, vollständig von Schnee befreit. Die inneren Teile des Fjords waren jedoch bei unserem Besuch mit Eis bedeckt, das gerade während dieser Zeit abschmolz. Die Teiche III und IV nehmen Senkungen im Gelände ein und



Phot. d. 15/7 1910. B. Högbom.

Fig. 5. Teich III.

sind nur an einigen Seiten von Moorboden umgeben. Tümpel V dagegen liegt in einer ebenen Terrainpartie voll kleiner Mooshügel, an allen Seiten von überschwemmtem Moorboden umgeben. Siehe im übrigen die beigefügten Photographien!

Diese Gewässer sind teils den 15/7—16/7, teils den 8/8, ungefähr 3 Wochen später, untersucht worden. Hier werde ich zunächst jedes Gewässer für sich auf Grund der Proben, die bei diesen beiden Gelegenheiten genommen wurden, besprechen, um danach festzustellen, welche Ergebnisse ein Vergleich zwischen den Faunen u. s. w. der Gewässer liefern kann.

**Teich III.** <sup>15/7.</sup>

*Grösse:* etwa  $100 \times 50$  m. Form länglich oval.

*Tiefe:* Am Ufer 1 bis 2 dm. Weiter in den Tümpel hinaus 2 bis 4 dm. Grössere Tiefe ist nicht vorhanden.

*Zuflüsse und Abflüsse* nicht vorhanden. Erhält sein Wasser als Schmelzwasser von den Abhängen.

Die *Ufer* bestehen grösstenteils aus flachen, ziemlich grossen Steinen (Sandstein). An dem einen Ende des Tümpels besteht das Ufer aus feinem Sand, der hier von dem herrschenden ost-westlichen Winde zusammengefeigt worden ist. An ein paar Stellen bestehen die Ufer aus Moorboden, der an der Oberfläche des Wassers eine recht reiche Moosvegetation zeigt.

Der *Boden* besteht dicht an den Ufern aus platten Steinen, der weiter hinaus im Tümpel von einer m. o. w. dicken Schicht von feinem Schlamm bedeckt ist.

Das *Wasser* war überall klar und durchsichtig.

Die *Temperatur* im Wasser in der Nähe des Ufers  $10\frac{1}{2}^{\circ}$  C., in der Randvegetation  $12\frac{1}{2}^{\circ}$  C. Ein in den Moorboden hineingesteckter Thermometer zeigte  $3\frac{1}{2}^{\circ}$  C., während das Wasser, das aus dem Moorboden herausgepresst wurde,  $8^{\circ}$  C. aufwies.

*Lufttemperatur* am Tümpel  $9\frac{3}{4}^{\circ}$  C.

*Wetter:* Beinahe klar mit schwachem Wind.

**Probe 30.** — Teich III d. <sup>15/7.</sup> Im freien Wasser mit dem Netz Nr. 25 watend genommen. Tiefe 2—4 dm.

**Crustacea.**

- rr — *Lepidurus arcticus*.  
+ — *Daphnia pulex*.

**Rotatoria.**

- c — *Polyarthra trigla*.  
ccc — *Anuraea aculeata*.

**Diptera.**

- + — *Chironomus*-Larven.

**Algen.**

- r — Desmidiaceæ (*Cosmarium*, *Staurastrum*).

- rr — Bacillariaceæ.

- ccc — Volvocaceæ (*Volvox*).

- rr — Hydrodictyaceæ  
(*Pediastrum*).

- rr — Fadenalgen.

**Probe 27.** — Teich III d. <sup>15/7.</sup> Moos, zwischen den Steinen lose liegend. Netz Nr. 25.

**Crustacea.**

- + — *Chydorus sphericus*.  
rr — *Marcenobiotus brucei*.  
rr — *Candona rectangulata*.

**Rotatoria.**

- rr — *Diaschiza gibba*.  
+ — *Mytilina brevispina*.  
+ — *Monostyla lunaris*.



- |                                   |                                                                               |
|-----------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------|
| rr — <i>Monostyla cornuta</i> .   | Tardigrada — rr.                                                              |
| rr — <i>Metopidia lepadella</i> . | Diptera.                                                                      |
| rr — <i>Colurella obtusa</i> .    | r — <i>Chironomus</i> -Larven.                                                |
| rr — <i>Colurella adriatica</i> . | Algen.                                                                        |
| rr — <i>Notholca foliacea</i> .   | Desmidiaceæ ( <i>Cosmarium</i> , <i>Pleurotaenium</i> , <i>Staurastrum</i> ). |
| rr — <i>Anuræa aculeata</i> .     | Bacillariaceæ.                                                                |
| rr — Unbest. Arten (2).           | Volvocaceæ ( <i>Volvox</i> ).                                                 |
| Turbellaria — rr.                 | Hydrodictyaceæ ( <i>Pediastrum</i> ).                                         |
| Nematoda — r.                     | Fadenalgen, etc.                                                              |

Ausserdem sind in Probe 27 vorhanden:

- cc — Schalenteile von *Chydorus sphaericus*.  
 rr — alte Ehippien von *Daphnia pulex* u. s. w.

**Probe 32.** — Teich III d. <sup>15</sup>/<sub>7</sub>. In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

- |                                   |                                                        |
|-----------------------------------|--------------------------------------------------------|
| Crustacea.                        | Turbellaria — rr.                                      |
| rr — <i>Lepidurus arcticus</i> .  | Diptera.                                               |
| cc — <i>Chydorus sphaericus</i> . | r — <i>Chironomus</i> -Larven.                         |
| r — <i>Marænobiotus brucei</i> .  | Algen.                                                 |
| r — <i>Candona rectangulata</i> . | Desmidiaceæ ( <i>Cosmarium</i> , <i>Staurastrum</i> ). |
| Rotatoria.                        | Bacillariaceæ.                                         |
| rr — <i>Mytilina brevispina</i> . | Volvocaceæ ( <i>Volvox</i> ).                          |
| c — <i>Anuræa aculeata</i> .      | Hydrodictyaceæ ( <i>Pediastrum</i> ).                  |
| rr — Unbest. Art.                 | Blaugrüne Algen.                                       |

**Probe 33.** — Teich III d. <sup>15</sup>/<sub>7</sub>. Wasser, aus dem Moorboden in Netz Nr. 25 gespült.

- |                                  |                                        |
|----------------------------------|----------------------------------------|
| Crustacea.                       | Nematoda — +.                          |
| + — <i>Marænobiotus brucei</i> . | Tardigrada — r.                        |
| Rotatoria.                       | Algen.                                 |
| r — <i>Metopidia lepadella</i> . | + — Desmidiaceæ.                       |
| rr — + Unbest. Arten (3).        | + — Bacillariaceæ.                     |
| Turbellaria — rr.                | + — Andere Algen und Spor-<br>stadien. |

Wie in der Coles Bay den See I und den Tümpel II, so kann man auch den Teich III in zwei scharf getrennte Gebiete, das Planktongebiet und das Vegetationsgebiet, einteilen. Was die Fauna betrifft, so haben

diese Gebiete keine gemeinsamen Arten, wenn man *Anuræa aculeata* ausnimmt, die in Probe 27 und Probe 32 resp. rr und c vorkommen. Abgesehen von der Schwierigkeit, die Planktonform in diesen Proben ganz zu vermeiden, dürfte das reichliche Vorkommen der *Anuræa aculeata* in Probe 32 darauf beruhen, dass die darin gefundenen Ex. zum grossen Teil tot sind und teilweise aus leeren Schalen bestehen. Dass solche aus dem Planktongebiete leicht hereintreiben und in der Moosvegetation des Ufers stecken bleiben können, ist ja klar.

Betrachtet man aber die Planktonalgen, so findet sich nur eine einzige spezifische solche, nämlich *Volvox*. Diese tritt aber desto reichlicher (ccc) auf.

Alle übrigen Algen kommen sehr selten (rr) vor. Da sie ausserdem sämtlich bedeutend allgemeiner in der Vegetation sind, dürfte man nicht berechtigt sein, sie als spezifische Planktonalgen zu betrachten, sondern eher als typische "Vegetations"-Algen, die durch Strom und Wind in das eigentliche Planktongebiet hinausgetrieben worden sind.

Was die Fauna des Vegetationsgebietes anbelangt, so kann man sie, wie in der Coles Bay, in die Fauna der Randvegetation und die des Moorbodens einteilen. Hierzu kommt ferner die Fauna, die in den Anhäufungen von totem und lebendem Moos, welche unter den Steinen ein Stückchen ausserhalb des Ufers liegen, vorhanden ist. Dieses Moos dürfte ursprünglich der submersen Randvegetation angehört haben, nach seinen jetzigen Plätzen passiv geführt worden sein und dort fortgelebt haben. Seine Fauna muss ersichtlich aus Arten der Randvegetation bestehen, die an dieser Verpflanzung teilgenommen oder auch rein zufällig die Randvegetation als Erwachsene, Junge oder Eier verlassen haben und schliesslich dort geblieben sind. In dem losen Moose kommen auch alle die Arten der Randvegetation vor, und ausserdem auch einige andere für sie eigentümliche, welche zeigen, dass die Verhältnisse, welche es darbietet, in einer diesen Arten günstigen Weise von der Randvegetation abweichen.

Die folgende Tabelle wird eine kurze Übersicht über die Verteilung der Fauna geben (S. 227).

8. s.

Seit dem  $15/7$  hat das Wasser im Teich abgenommen, so dass etwa 1 Meter des sich sehr allmählich abdachenden Steinstrandes trocken gelegt worden ist.

Die Fänge wurden früh am Morgen des  $8/8$  (zwischen 3 und 4 Uhr vorm.) genommen und war die Temperatur im Wasser da ausserhalb des Steinufers  $8\frac{1}{2}^{\circ}$  C., ausserhalb des Moosufers  $7^{\circ}$  C. Um 6,30 vorm. war die Temperatur an der letzteren Stelle auf  $8^{\circ}$  C. gestiegen. Die beiden ersten Temperaturziffern dürften zeigen, wie tief die Tem-

peratur im Wasser während des Verlaufs von Tag und Nacht zu dieser Zeit herabsinkt. In diesem Fall beruht die niedrige Temperatur weniger darauf, dass sie in der Nacht gemessen wurde, als darauf, dass die Gebirge im Norden und Nordwesten zu jener Zeit ihren Schatten über die Gegend um die Teiche warfen.

Die Lufttemperatur war um 4 Uhr vorm.  $3\frac{1}{2}^{\circ}$  C., um 6 Uhr vorm.  $5\frac{1}{4}^{\circ}$  C.

	Plankton- gebiet	Vegetationsgebiet		
		Moos zwi- schen Steinen	Randvege- tation	Moorboden
<i>Lepidurus arcticus</i> . . . . .				
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .				
<i>Chydorus sphaericus</i> . . . . .				
<i>Marcenobiotus brucei</i> . . . . .				
<i>Candona rectangulata</i> . . . . .				
<i>Polyarthra trigla</i> . . . . .				
<i>Diaschiza gibba</i> . . . . .				
<i>Mytilina brevispina</i> . . . . .				
<i>Monostyla lunaris</i> . . . . .				
<i>Monostyla cornuta</i> . . . . .				
<i>Metopidia lepadella</i> . . . . .				
<i>Colurella obtusa</i> . . . . .				
<i>Colurella adriatica</i> . . . . .				
<i>Notholca foliacea</i> . . . . .				
<i>Anuræa aculeata</i> . . . . .				
Unbestimmbare Rotat.-Arten . . . . .				
<i>Turbellaria</i> . . . . .				
<i>Nematoda</i> . . . . .				
<i>Tardigrada</i> . . . . .				
<i>Chironomus</i> -Larven . . . . .				

**Probe 174.** — Teich III d.  $\frac{8}{s}$ . Im freien Wasser ausserhalb des Moos-  
ufers. Netz Nr. 25.

#### Crustacea.

+ — *Daphnia pulex*.

rr — *Catyphna brevis*.

c — *Anuræa aculeata*.

#### Rotatoria.

+ — *Polyarthra trigla*.

#### Algen.

ccc — *Volvox*.



**Probe 172.** — Teich III d.  $\frac{8}{8}$ . Im freien Wasser ausserhalb des Steinufers. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

c — *Daphnia pulex*.

## Rotatoria.

+ — *Polyarthra trigla*.

cc — *Anuraea aculeata*.

## Diptera.

c — *Chironomus*-Larven.

## Algen.

ccc — *Volvox*.

+ — *Pediastrum*, etc.

**Probe 173.** — Teich III d.  $\frac{8}{8}$ . Moos, zwischen den Steinen lose liegend. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

c — *Chydorus sphaericus*.

rr — *Cyclops crassicaudis*.

rr — *Marænobiotus brucei*.

r — *Eucypris glacialis*.

r — *Candona rectangularata*.

## Rotatoria.

rr — *Polyarthra trigla*.

rr — *Diurella obtusidens*.

rr — *Diaschiza gibba*.

rr — *Mytilina mucronata*.

+ — *Mytilina brevispina*.

rr — *Catypbna brevis*.

rr — *Monostyla lunaris*.

r — *Monostyla cornuta*.

r — *Metopidia lepadella*.

rr — *Colurella obtusa*.

rr — *Notholca foliacea*.

r — *Anuraea aculeata*.

+ — Unbest. Art.

## Algen.

r — c Desmidiaceæ.

c — Bacillariaceæ.

c — Hydrodictyaceæ.

+ — Prasiolaceæ.

Fadenalgen, Sporenstadien etc.

**Probe 175.** — Teich III d.  $\frac{8}{8}$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

c — *Chydorus sphaericus*.

rr — *Cyclops crassicaudis*.

rr — *Marænobiotus brucei*.

rr — *Notholca foliacea*.

rr — *Anuraea aculeata*.

+ — Unbest. Art.

## Rotatoria.

rr — *Polyarthra trigla*.

rr — *Diurella obtusidens*.

rr — *Diaschiza gibba*.

rr — *Mytilina mucronata*.

+ — *Mytilina brevispina*.

r — *Catypbna brevis*.

rr — *Monostyla lunaris*.

+ — *Monostyla cornuta*.

rr — *Metopidia lepadella*.

Protozoa — +.

Nematoda — rr.

Tardigrada — rr.

Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.

## Algen.

rr — + Desmidiaceæ.

r — Bacillariaceæ.

c — Hydrodictyaceæ.

+ — Prasiolaceæ.

Fadenalgen, etc.

Probe 176. — Teich III d.  $\frac{8}{8}$ . Wasser aus dem Moorboden in Netz Nr. 25 gespült.

## Crustacea.

c — *Marænobiotus brucei*.

## Rotatoria.

r — *Diaschiza gibba*.

rr — *Monostyla cornuta*.

r — *Metopidia lepadella*

rr-c — Unbest. Arten (2).

Protozoa — +.

Nematoda — +.

Oligochæta — rr.

Tardigrada — +.

Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.

Da das, was oben (S. 225–226) über die Verteilung der Fauna u. s. w. im Teich III am  $\frac{15}{7}$  gesagt worden ist, auch für den  $\frac{8}{8}$  gilt, werde ich mich hier nicht weiter dabei aufhalten.

Nachstehende Tabelle gibt eine Übersicht über die Verteilung der verschiedenen Tierarten im Teich III den  $\frac{8}{8}$ .

	Plankton- gebiet	Vegetationsgebiet		
		Moos zwi- schen Steinen	Randvege- tation	Moorboden
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .	_____			
<i>Chydorus sphaericus</i> . . . . .		_____	_____	
<i>Cyclops crassicaudis</i> . . . . .				
<i>Marænobiotus brucei</i> . . . . .				_____
<i>Eucypris glacialis</i> . . . . .				
<i>Candona rectangulata</i> . . . . .				
<i>Polyarthra trigla</i> . . . . .		_____	_____	
<i>Diurella obtusidens</i> . . . . .				
<i>Diaschiza gibba</i> . . . . .				
<i>Mytilina mucronata</i> . . . . .				
<i>Mytilina brevispina</i> . . . . .				
<i>Catyphna brevis</i> . . . . .				
<i>Monostyla lunaris</i> . . . . .				
<i>Monostyla cornuta</i> . . . . .				
<i>Metopidia lepadella</i> . . . . .				
<i>Colurella obtusa</i> . . . . .				
<i>Notholca foliacea</i> . . . . .				
<i>Anuræa aculeata</i> . . . . .	_____	_____	_____	
Unbest. Rotat.-Arten . . . . .				_____
Protozoa . . . . .				
Nematoda . . . . .				
Oligochæta . . . . .				
Tardigrada . . . . .				
<i>Chironomus</i> -Larven . . . . .	_____			

Einen Vergleich zwischen der Fauna am  $15/7$  und der am  $8/8$  verschiebe ich, bis auch die Tümpel IV und V besprochen worden sind.

### *Daphnia pulex*.

#### Fortpflanzung. Temporalvariation.

Um einen festen Ausgangspunkt für die folgende Darlegung zu erhalten, scheint es mir am besten zu sein, zuerst die Fortpflanzungsverhältnisse der *Daphnia pulex* im Teich III zu erforschen zu suchen.

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R
<b>Probe 30</b>					
235	$\frac{46}{189}$	148	59	13	6
211	$\frac{39}{172}$	127	27	—	5
201	$\frac{34}{167}$	119	43	13	5

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 170</b>						
279	$\frac{51}{228}$	187	58	18	9,5	Mit Eph.
275	$\frac{47}{228}$	180	44	19	8,5	Eph. abg.
272	$\frac{48}{224}$	—	48	21	7	Mit Eph.
263	$\frac{45}{218}$	177	56	18	8	
260	$\frac{53}{207}$	170	41	22	10	Mit Eph.
238	$\frac{37}{201}$	156	19	16	5	Eph. abg.
163	$\frac{34}{129}$	88	65	8,5	5	Juv.
160	$\frac{24}{126}$	82	41	9	3,5	„
156	$\frac{32}{124}$	85	41	13	5	„
139	$\frac{27}{112}$	75	51	9,5	3	„
133	$\frac{24}{109}$	65	39	11	3	„

Ad., eph., juv. . . . .	Eph.	Eph.	Ad.	Juv.	Juv.
Stacheln d. Abd. . . . .	19	16	12	11	11
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . . .	—	—	5	—	6
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . . .	—	—	8	—	8
A. II 4 . . . . .	37	—	30	—	—
A. II 3 . . . . .	42	—	35	—	—
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk . . . . .	27	—	20	—	—
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	22	—	18	—	—
Ovarium . . . . .	Drkgr. <sup>1</sup>	=	=	—	—
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	—	—	18	—	15

<sup>1</sup> Dauereikeimgruppe.



Betrachtet man nun die Tabelle für Probe 170, so scheint es anfangs schwer, sichere Schlussfolgerungen zu ziehen in bezug darauf, mit welchen Generationen und welchen Bruten man es zu tun hat. Dies gilt auch von der Tabelle für Probe 30. In diesem letzteren Fall kann man jedoch sicher wissen, dass nur aus den überwinterten Dauereiern hervorgegangene ♀ vorhanden sind. Diese ♀ wechseln recht beträchtlich an Grösse. So ist z. B.  $T = 201 - 235$ . Von grösserem Interesse ist jedoch, dass die Länge der Spina so sehr schwankt:  $S = 27 - 59$ . Wenn man dies mit den übrigen Charakteren, Schalenfarbe, Kopfform, Grösse von  $\frac{A+B}{V}$  u. s. w., zusammenhält, findet man, dass die Spina bei den jüngsten am längsten ist.

Berücksichtigt man nun ferner, dass am  $15/7$  nur eine geringe Anzahl Individuen im Teich III vorhanden waren, dass die Spina bei einigen derselben kurz, bei anderen, später geborenen, lang ist, dass ferner die Entwicklung der ersten Generation aus den Dauereiern noch fort dauert, so muss man binnen einiger Zeit eine vollständige erste Generation erwarten, welche zum grössten Teil aus spät geborenen ♀ mit langer Spina besteht, in welcher aber auch eine kleinere Anzahl älterer ♀ mit kurzer Spina vorhanden ist.

Untersucht man weiter die Daphnien in der Probe 30, so bemerkt man, dass die jüngsten, mit langer Spina, auch die grössten sind. Dass dies wirklich der Fall ist, kann man mit Hilfe der vorhin angeführten Charaktere mit vollständiger Gewissheit nachweisen. Dass aber die Spina von der Grösse des Individuums,  $T$ , völlig unabhängig ist, dürfte hinreichend klar aus den Verhältnissen im See I hervorgehen und wird weiter unten durch zahlreiche Beispiele bestätigt werden.

Man kann also die Entwicklung der ersten Generation im Teich III wie folgt zusammenfassen.

Aus den überwinterten Dauereiern ist früh im Sommer eine geringe Anzahl Daphnien entwickelt worden, welche auf Grund der niedrigen Temperatur des Wassers eine kurze Spina erhalten haben und, wahrscheinlich infolge schlechter Nahrungsverhältnisse ziemlich klein geblieben sind. Erst später, als die Temperatur höher gestiegen ist, ist die Entwicklung lebhafter geworden. Die dann geborenen Daphnien, welche zahlreicher sind als die ersten, haben eine beträchtlich längere Spina erhalten und sind grösser geworden.

Untersucht man jetzt Probe 170, so findet man diese erste Generation in einer späteren Entwicklungsperiode wieder. Die Ausbildung der Subitaneier ist beendet, und alle ♀ tragen Ephippien oder haben solche getragen. Nach der Tabelle sind 5 von diesen ♀ grösser,  $T = 260 - 279$ , und haben eine lange Spina,  $S = 41 - 58$ . Ein Individuum ist kleiner,  $T = 238$ , und hat eine kurze Spina,  $S = 19$ . Es dürfte nicht verfrüht sein,

anzunehmen, dass diese die beiden oben in Probe 30 konstatierten Typen vertreten.

Die ungewöhnlich kurze Spina ( $S = 19$ ) bei dem letzten Ex. kann entweder darauf beruhen, dass dieses Exemplar früher aus dem Dauerei hervorgekommen ist als irgend eines der in der Tabelle, Probe 30, aufgeführten, oder auch mit einer Abnahme der Spinalänge bei späteren Schalenwechseln zusammenhängen. Auf diesen letzteren Umstand werde ich bei der Besprechung des Materials von anderen Lokalen zurückkommen, das besser geeignet ist, ihn zu beleuchten.

Ausser dieser ersten Generation findet man in Probe 170 zahlreiche Tiere, die bedeutend jünger sind. Die scharfe Lücke sowohl in der Grösse als im Entwicklungsstadium, die zwischen diesen und den ersten vorhanden ist, bewirkt, dass man sie ohne Bedenken als eine zweite Generation ansehen muss, die aus den von der ersten Generation erzeugten Subitaneiern hervorgegangen ist. Diese zweite Generation zeichnet sich durch eine lange Spina,  $S = 39 - 65$ , und indifferente Ovarien aus. Man kann in den Ovarien weder eine Anlage von Subitaneiern noch von Dauereiern wahrnehmen.

Ohne vorläufig andere eventuelle Faktoren zur Untersuchung aufnehmen zu wollen, will ich in Kürze feststellen, wie sich die Verhältnisse im Teich III bezüglich eines Zusammenhanges zwischen Temperatur und Spinalänge gestalten.

Man findet da zunächst, dass die Länge der Spina bei der ersten, aus den Dauereiern hervorgegangenen Generation besonders stark wechselt. Hieraus kann man schliessen, dass eine für diese Generation erblich fixierte Spinalänge nicht existiert.

Bei der ersten Generation ist ferner die Spina am kürzesten bei den ältesten, d. h. bei denjenigen, die während der niedrigsten Temperatur geboren sind. Später im Jahre haben sowohl Temperatur wie Spinalänge zugenommen. In Übereinstimmung hiermit ist auch die zweite Generation durch eine lange Spina gekennzeichnet. Die Temperatur ist während der Zeugungszeit der zweiten Generation hoch gewesen. Die Ziffern vom  $^{15}/_7$  und  $^8/_8$  beweisen dies. Es ergibt sich das übrigens auch unmittelbar aus der Jahreszeit.

Innerhalb dieser zweiten Generation findet man nun, dass die am spätesten geborenen Exemplare die kürzeste Spina haben. Da die Nahrungsverhältnisse während der ganzen Zeugungszeit der zweiten Generation wahrscheinlich ungefähr gleich gut gewesen sind, sind auch diese jüngsten Exemplare die kleinsten. Andererseits beweist sowohl die Zeit des Jahres als auch ein Vergleich zwischen der Temperatur am  $^{15}/_7$  und der am  $^8/_8$ , dass diese jetzt angefangen hat, zu sinken. Also eine vollständige Übereinstimmung zwischen dem Temperaturverlauf und der Variation in der Länge der Spina.

Hier will ich ferner auf eine Sache aufmerksam machen, die meines

Erachtens ein gewisses Interesse verdient. In Probe 170 haben keine Exemplare der ersten Generation eine längere Spina als die bedeutend jüngeren Individuen in Probe 30. Und zwar obgleich bei den Individuen der zweiten Generation die Spina länger ist, und die Temperatur in der Zeit zwischen den Proben sicherlich hoch war. Dies spricht dafür, dass die Spina während dieser Zeit bei der ersten Generation trotz höherer Temperatur nicht länger geworden ist. Dies aber — scheint mir — deutet an, dass die von Anfang an festgestellte Spinalänge nach den allerfrühesten Stadien während des Lebens des Individuums nicht zunimmt, ein Umstand, der wieder eine bestimmtere Auffassung von der Bedeutung der Spina überhaupt motiviert. Hierauf werde ich jedoch bei der Besprechung eines für dieses Problem geeigneteren Materials zurückkommen.

Der oben skizzierte Entwicklungsverlauf kann in einigen wichtigen Punkten vervollständigt werden. Wenn man die erste Generation in Probe 170 näher untersucht findet man, dass sie aus Exemplaren besteht, die teils Ephippien tragen, teils solche getragen, sie aber jetzt abgeworfen haben. (Weiter unten werde ich ausführlich mitteilen, wie man nach dem Aussehen des Individuums dies mit voller Bestimmtheit entscheiden kann.) Untersucht man nun die Ovarien eines ephippiientragenden ♀, mit Dauereiern im Ephippium, so sieht man eine deutliche Dauereiergruppe und vor dieser sekundäre Nahrungszellgruppen, und weiter nach vorn Epithelzellen mit Fetttropfen. Ein Dauerei ist gerade im Entstehen. Wird dieses nicht weitergebildet, so wird offenbar das jetzige Ephippium mit Dauereiern späterhin durch ein weiteres Ephippium mit Dauereiern ersetzt werden.

Betrachtet man ferner die Ovarien bei den ♀, die ihr Ephippium schon abgeworfen haben, so findet man diese mit einer gelben Masse angefüllt, die nur einem so gut wie fertiggebildeten Dauerei angehören kann. Eine neue Ephippienbildung steht also bevor.

Man sollte auch schon wegen der Zeit des Jahres erwarten, dass die Fortpflanzung noch nicht vorüber ist, nicht einmal für die erste Generation.

Da ♂ als notwendig für die Dauereierbildung angesehen werden, sollten solche in Probe 170 vorhanden sein. Sie fehlen jedoch ganz. Ich komme hierauf noch weiter unten zurück.

Wenn man den Entwicklungsverlauf im Teich III bis zum  $\frac{8}{8}$  rekonstruiert, erhält man folgendes Bild von demselben.

Aus den überwinternden Dauereiern geklt eine erste Generation hervor, die durch Subitaneierbildung zur Entstehung einer zweiten Generation führt. Die erste Generation geht darauf zur Dauereierbildung über, hat am  $\frac{8}{8}$  teilweise einen ersten Wurf Dauereier abgegeben und steht im Begriff neue zu bilden. Die zweite Generation hat bis zum  $\frac{8}{8}$  noch keine Eier erzeugt. Das Schema Typ 3, Kap. III, *D. pulex*, gibt ein schematisches Bild von dem Entwicklungsverlauf.



## Aussehen.

Durch eine Gruppe gemeinsamer Charaktere den Daphnienstamm im Teich III schärfer abzugrenzen, hält recht schwer. Das Material vom  $15/7$  ist zu winzig und besteht ausserdem aus jungen Individuen, das vom  $8/8$  ist kaum einheitlich. Die Werte T, A + B, H, O und R schwanken höchst beträchtlich. Im grossen und ganzen nehmen sie jedoch gleichzeitig ab oder zu, obgleich zahlreiche Ausnahmen hiervon vorhanden sind. Gemeinsam für alle erwachsenen Individuen am  $8/8$  scheint zu sein, dass ihre Schalen deutlich retikuliert, nach der Rückenseite zu dunkelbraun gefärbt sind, dass die Längsrichtung des Auges — das Auge kann keine, wenige oder zahlreiche lichtbrechende Partien haben — winkelmäßig zu der des Körpers ist, und dass das Nebenauge gross ist. Der Kopf ist ausserdem stark herabgebogen und das Rostrum (im Verh. zum See I) kurz.

Was Antennen, Abdomen u. s. w. anbelangt, so ist bei allen Individuen, im Gegensatz zum See I, der äussere Teil des 3-gliedrigen Antennenastes stets kürzer als das erste Borstenglied. Siehe die Tabelle! Die Zahl der Stacheln am Abdomen schwankt von 12 bis 19. Die Abdominalklaue ist bei den jüngeren von normalem Bau, bei den älteren gewöhnlich deformiert. Diese Deformierung zeigt sich darin, dass die Abdominalklaue gänzlich fehlt oder nur aus einem Zacken am Ende des Abdomens besteht. Dass die Deformierung durch rein zufällige, äussere Ursachen bedingt ist, wird dadurch bewiesen, dass man bei bevorstehendem Schalenwechsel unter der deformierten Klaue eine ganz normale wahrnehmen kann. Siehe Fig. 20.

## Chydorus sphæricus.

 $15/7$ Probe 32.  $1/100$  mm.

♀. ♂. juv. . . . .	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀
Länge . . . . .	39	37,5	37	37	37	36,5	36	35,5	35,5	35	35	32,5
Höhe . . . . .	38	31	31	31,5	31,5	34	29	36	30	36	34	34
Dauereier . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Sub-eier oder Embryonen .	2	2 <sup>1</sup>	2 <sup>1</sup>	2 <sup>1</sup>	2 <sup>1</sup>	2 <sup>1</sup>	2	2	2	2	2 <sup>1</sup>	2
Ohne Eier . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rostr.—1. Auge <sup>1</sup> . . . . .	8	7,25	8	7,25	8,5	7,5	8	7,75	—	—	—	—
1. Auge—2. Auge <sup>2</sup> . . . . .	6,5	6	6	6	6,5	6,5	6,5	6,25	—	—	—	—

<sup>1</sup> Bezeichnet Embryonen.<sup>2</sup> Die Masse von anderen Exemplaren genommen als den obigen.

Sucht man durch Messungen (siehe die Tabelle Probe 32) zu konstatieren, ob gewisse Eigenschaften bei *Chydorus* zusammen vorkommen oder sich gegenseitig ausschliessen, so erhält man nur ein negatives Resultat. ♀ mit eben gelegten Eiern können rund (z. B. Länge 35,5, Höhe 36) oder länglich (z. B. 36—29) sein, und dies gilt auch von ♀ mit Embryonen in verschiedenen Stadien. Man kann daraus schliessen, dass keine, in bestimmter Richtung gehende Veränderung der Körperform während der Zeit, als die erste Generation aus den Dauereiern hervorkam, stattgefunden hat, und dass keine solchen Veränderungen im Zusammenhang mit dem Eierlegen, der Entwicklung der Eier zu Embryonen und ihrem weiteren Zuwachs nachweisbar sind.

Was die Struktur der Schale betrifft, so kann man im allgemeinen nur eine langgestreckte Retikulierung am Vorderrande der Klappen beobachten und zuweilen eine schwache an anderen Teilen der Schale nachweisen, ohne dass sie in irgend einem Fall diese bedeckt. Ferner sind die Schalen immer mit feinen, dicht neben einander sitzenden Fortsätzen von ziemlich schwankender Deutlichkeit versehen. Glatte Schalen sind nicht vorhanden.

Der Abstand von der Spitze des Rostrums bis zum Mittelpunkt des Auges schwankte höchst beträchtlich. Er ist immer etwas grösser als der Abstand zwischen den Augen.

Von Exemplaren im Tümpel II den  $10/7$  weichen diese in keinem der oben erwähnten Charaktere ab. Der Unterschied der Temperatur ist jedoch recht bedeutend,  $6\frac{1}{2}^{\circ}$ — $12\frac{1}{2}^{\circ}$ . Wahrscheinlich variiert *Chydorus* im Zusammenhang mit der Temperatur nicht, was seine Lebensweise zwischen der Vegetation ja auch vermuten lässt.

Die grösste Anzahl der Individuen in Probe 32 haben in den Bruträumen Embryonen ohne Augen. Bei einer geringen Anzahl sind die Augenflecke der Embryonen entwickelt worden. Eine kleine Anzahl haben unentwickelte Subitaneier (mit Fetttropfen). Weder ♂ noch ♀ mit Dauereiern sind vorhanden. Dagegen gibt es einige jüngere Individuen ohne Eier.

Aus den überwinterten Dauereiern ist eine erste Generation, die aus ♀ besteht, hervorgegangen, die sich den  $15/7$  in lebhafter Subitaneierzeugung befinden oder die aus den Subitaneiern hervorgekommenen Embryonen (2:te Generation) noch in den Bruträumen haben.

$\frac{8}{8}$ .

Die grösste Anzahl der *Chydorus sphaericus* in Probe 173 besteht aus ♀ mit Dauereiern. Neben diesen findet sich eine recht grosse Anzahl ♂ (etwa  $\frac{1}{6}$ ) und ♀ ohne Eier. Einige derselben erweisen sich sowohl durch ihre geringe Grösse als durch ihr Aussehen im übrigen als junge, noch nicht fortpflanzungsfähige Individuen. Nur vereinzelte

Exemplare haben Embryonen in den Bruträumen. Auch sind lose Ehipipien mit Dauereiern vorhanden.

In der Regel finden wir also hier die parthenogenetische Fortpflanzung abgeschlossen und die geschlechtliche in vollem Gange. Dies hinsichtlich der ersten Generation. Die zweite Generation ist teils noch nicht erwachsen, teils ist sie mit geschlechtlicher Fortpflanzung und Dauereierbildung beschäftigt. Sie besteht im Gegensatz zur ersten sowohl aus ♀ als aus ♂. Die Zahl der Dauereier ist stets eins (1) bei jedem ♀.

Die Entwicklung gestaltet sich kurz wie folgt.

Aus den Dauereiern ist eine erste Generation von ♀ hervorgegangen, welche auf parthenogenetischem Wege eine zweite Generation von ♀ und ♂ erzeugt hat. Nach Befruchtung ist dann sowohl die erste als die zweite Generation zur Dauereierbildung übergegangen.

Probe 173.  $\frac{1}{100}$  mm.

♀. ♂. juv. . . . .	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♂	♂	♂
Länge . . . . .	40,5	38,5	38,5	38,5	39	38	35	32,5	32	31	30	30
Höhe . . . . .	38,5	38,5	38	36	37	33	32	32	34	27	26,5	26
Dauereier . . . . .	1	—	—	1	1	—	1	1	—	—	—	—
Sub-eier . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	2 <sup>1</sup>	—	—	—
Ohne Eier . . . . .	—	1	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Rostr.—1. Auge . . .	8,5	7,5	8	8	8,5	8	8	7	7	6	6	6
1. Auge—2. Auge . .	6	5,5	6	5,5	6	6,5	5,5	6	5,5	7,25	7	7

Hinsichtlich der äusseren Charaktere stimmt die Probe 173 mit der Probe 32 überein.

Der Abstand von der Spitze des Rostrums bis zum 1:sten Auge ist bei allen ♀ grösser als der Abstand zwischen den Augen. Bei allen ♂ ist diese letztere Entfernung länger und ausserdem unbedingt länger als bei den ♀.

### *Cyclops crassicaudis.*

Da *Cyclops crassicaudis* im Teich III sehr selten vorkommt, ist es mir nicht gelungen, in den Proben vom  $\frac{15}{7}$  ein einziges Individuum zu entdecken. In Proben vom  $\frac{8}{8}$  sind einige spärliche Exemplare (rr) vorhanden, von welchen einzelne, wie es scheint, erwachsene ♀, die übrigen noch nicht erwachsene Individuen sind. Keine der ♀ tragen Eiersäcke oder Spermatophoren.

<sup>1</sup> Embryonen.



**Marænobiotus brucei.**Am  $^{15}/_7$ 

sind, ausser einzelnen Nauplien und Metanauplien, hauptsächlich junge Exemplare vorhanden. Erwachsene Individuen kommen nicht vor.

Am  $^{8}/_8$ 

sind dagegen alle Exemplare erwachsen.

♀ und ♂ sind ungefähr gleich allgemein. Die ♀ haben die Ovarien mit Eimasse gefüllt, die ♂ haben Spermatophoren im Körper etwa bei P. 5. Die Paarung ist offenbar nahe bevorstehend und hat in einzelnen Fällen angefangen. ♀ und ♂ in Kopulation sind nämlich selten.

Eine beträchtliche Anzahl Exemplare von diesem Ort sind eingehend untersucht worden. Die Ergebnisse sind früher veröffentlicht worden (OLOFSSON 1917 a). Die Länge schwankt zwischen:

♀ = 0,56—0,57 mm.

♂ = 0,42—0,43 „      Furkalborste 0,16—0,17 mm.

♀ haben in der Regel beschädigte Furkalborsten, weshalb keine Masse von solchen mitgeteilt werden. (Vgl. OLOFSSON 1917 a, S. 17.)

**Candona rectangulata.** $^{15}/_7$ .

Nur junge Individuen kommen vor.

 $^{8}/_8$ .

Sowohl junge Individuen als erwachsene Weibchen mit oder ohne Eiern sind vorhanden.

**Polyarthra trigla.**

*Polyarthra trigla* kommt recht allgemein im Teich III vor, sowohl am  $^{15}/_7$  als am  $^{8}/_8$ .

Am  $^{15}/_7$  gibt es nur ♀. Eierbildung findet in der Regel nicht statt. Nur 1 ♀ mit Subitanei beobachtet.

Am  $^{8}/_8$  gibt es gleichfalls nur ♀. Einige derselben tragen Eier.

Sie zeichnen sich durch ziemlich kurze Schwimmanhänge aus. Die Länge derselben für einige Exemplare ist:

$^{15}/_7$  — 122—150  $\mu$ ;

$^{8}/_8$  — 143—150  $\mu$ .

Sie sind also bedeutend kleiner als bei Exemplaren in der Coles Bay.

Die Eierbildung hat am  $15/7$  noch kaum angefangen, ein Umstand, auf welchen ich in einem anderen Zusammenhange zurückkommen werde.

Forma *aptera*. Ohne einstweilen auf die Gründe näher einzugehen, will ich hier als f. *aptera* von *Polyarthra trigla* die bisher unter dem Namen *Anarthra* oder *Polyarthra aptera* von HOOD (1893 u. 1895) beschriebene Rotatorienart aufführen.

Man bemerkt hier, dass sie am  $15/7$  im Plankton des Teichs III allgemein vorkommt, und dass zahlreiche Exemplare 1—2—3 Subitaneier tragen.

Am  $8/8$  ist sie gar nicht vorhanden.

### *Anuræa aculeata*.

$15/7$ .

Länge <sup>1</sup> (ohne Stacheln)	129	122	122	119	129	122	131	122	129	122
Breite . . . . .	88	85	87	88	88	99	92	92	97	92
Länge d. Vorderstacheln	34	31	41	37	31	27	20	22	27	31
» » Hinter- »	60 u. 53	41 u. 48	44 u. 41	48 u. 41	37 u. 41	20 u. 22	24 u. 27	19 u. 17	24 u. 27	34 u. 34
Zahl » » »	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
» » Eier . . . . .	—	—	—	—	—	1	1	1	—	—

Man kann unter der grossen Menge *Anuræa aculeata*-Formen im Teich III am  $15/7$  zwei ausgeprägtere Typen unterscheiden, zwischen welchen jedoch Übergänge existieren. Der eine zeichnet sich durch beinahe gerade—schwach konvexe Seiten und lange, gerade Stacheln sowohl an dem vorderen als an dem hinteren Rande der Lorika aus. Der andere hat stark konvexe Seiten und kurze, gebogene Vorder- und Hinterstacheln. Die ersteren haben einen geraderen Hinterrand und deutliche hintere Schalenecken, von welchen die Stacheln in einer Richtung ausgehen, die von derjenigen der Körperseiten nur wenig abweicht. Die letzteren haben einen konvexen Hinterrand und keine deutlichen hinteren Schalenecken. Die Stacheln bilden einen deutlichen Winkel mit den Schalenseiten. Siehe Fig. 68.

Hinsichtlich der Verteilung der Eier auf die verschiedenen Formen ist es schwer, eine bestimmte Verschiedenheit zu konstatieren. Von den eiertragenden Exemplaren sind ungefähr ebenso viele langstachelige wie kurzstachelige vorhanden. Da nun die kurzstacheligen weniger sind, geht hieraus ersichtlich hervor, dass ein grösserer Prozentsatz derselben Eier trägt.

Die Grenzen zwischen diesen Formen sind übrigens nicht so scharf gezogen, dass man in jedem Fall entscheiden kann, wohin eine Form gerechnet werden muss. Die obige Tabelle zeigt dies.

<sup>1</sup> Masse in  $\mu$ .

Aus der Tabelle geht auch hervor, dass die kurzstacheligen Formen entschieden breiter sind als die langstacheligen. Es ist schwer zu wissen, welche Bedeutung man diesem Verhältnis beimessen soll. Mir scheint es am wahrscheinlichsten, dass die Breite durch die Schalenform bedingt ist, einerlei ob die Seiten stark konvex sind oder nicht, und dass diese wieder durch die Grösse der Stacheln bestimmt wird. Bei einer Formohne Hinterstacheln, z. B. *Anuræa curvicornis*, ist die Lorika hinten gleichmässig abgerundet. Geht diese in eine Form mit kurzen Stacheln, z. B. *A. brevispina*, über, so beeinflussen die Stacheln die Form der Lorika nicht, sondern gehen aus, ohne die nach wie vor gleichmässig konvexe hintere Hälfte der Schale zu verändern. Siehe Fig. 68 a. Erst wenn die Hinterstacheln stärker werden, hört die ursprüngliche Konvexität auf, und im Zusammenhang hiermit nimmt die Schalenbreite ab.

Die Schalenbreite als einen selbständigen, von dem einen oder anderen äusseren Faktor direkt abhängigen Charakter anzusehen, scheint mir daher nicht richtig.

Vergleicht man *Anuræa aculeata* im Teich III und dem See I, so findet man sowohl bemerkenswerte Unterschiede wie bemerkenswerte Übereinstimmungen. In beiden Fällen kann der *Anuræa*-Bestand in Formen eingeteilt werden, die sich vor allem nach der Länge der Stacheln von einander unterscheiden. In beiden Fällen ist die Eiererzeugung am kräftigsten bei der Form, die die kürzesten Stacheln, bzw. keine Stacheln hat.

Im Gegensatz zum See I zeichnet sich der Teich III dadurch aus, dass alle Individuen 2 Hinterstacheln haben, und dass diese Hinterstacheln von ungefähr gleicher Länge sind.

Wie sind nun diese Tatsachen zu erklären?

Im Teich III dürften wahrscheinlich alle *Anuræa*-Individuen als derselben ersten Generation angehörend anzusehen sein.<sup>1</sup> Die kurzstacheligen sind die erstgeborenen, d. h. die ältesten. Die Gründe dafür sind dieselben wie für *Anuræa* im See I, und es ist nicht nötig, sie hier zu wiederholen. Dass sie auch in diesem Fall gelten, geht daraus hervor, dass die Entwicklung an beiden Stellen ungefähr gleichweit fortgeschritten ist (etwas weiter im Teich III, was auch mit der etwas lebhafteren Eierbildung auch bei den langstacheligen *Anuræa*-Exemplaren übereinstimmt). Dies aber geht aus einem Vergleich zwischen allen übrigen Arten, *Daphnia*, *Chydorus* u. s. w., hervor.

Wie im See I scheint mir auch im Teich III dieser Übergang von kurzstacheligen zu langstacheligen Formen durch eine Steigerung der Wassertemperatur bedingt zu sein. Ich ziehe hier dieselben Schlussfolgerungen wie für den See I und erlaube mir auf diese Stelle zu verweisen.

Hier will ich zum Schluss die prinzipielle Übereinstimmung ganz

<sup>1</sup> Siehe jedoch Kap. IV.



besonders hervorheben, die zwischen der Entwicklung der *Anuræa* im See I und derjenigen der *Anuræa* im Teich III vorhanden ist.

Es lässt sich denken, dass die Verschiedenheiten, die vorhanden sind, darauf beruhen können, dass die *Anuræa*-Bestände dieser beiden Lokale verschiedene Lokalrassen vertreten.

Die eine, See I, zeichnet sich dadurch aus, dass aus den Dauereiern bei niedriger Temperatur Individuen hervorgehen, die zu *A. curvicornis* f. *brehmi* gehören, und welche, je nachdem die Temperatur steigt, allmählich durch *A. valga* f. *monospina* und *A. valga* f. *heterospina* ersetzt werden.

Die andere, Teich III, zeichnet sich dadurch aus, dass aus den Dauereiern bei niedriger Temperatur Individuen hervorgehen, die zu *A. brevispina* gehören, welche, je nachdem die Temperatur steigt, durch *A. aculeata typica* ersetzt werden.

Hierbei kann man sich denken, dass, wenn die Verschiedenheiten auf Quantitätsdifferenzen innerhalb der äusseren Verhältnisse beruhten, die Variationen in beiden Fällen sich innerhalb derselben Formenserien bewegen müssten.

Dass diese Möglichkeit jedoch nicht die einzig denkbare ist, werde ich bei der zusammenfassenden Besprechung dieser Art zeigen.

$\frac{8}{8}$ .

Länge (ohne Stacheln)	136	129	122	139	133	139	126	126	136	129
Breite . . . . .	75	92	92	99	92	85	100	92	95	88
Länge d. Vorderstacheln	31	34	36	41	48	41	37	41	37	41
» » Hinter- »	48 u. 44	42 u. 44	41 u. 48	51 u. 53	51 u. 61	46 u. 44	44 u. 51	44 u. 54	51 u. 48	44 u. 37
Zahl » » »	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2
» » Eier . . . . .	—	1	—	1	—	—	—	—	—	—

Aus dieser Tabelle geht hervor, dass das *Anuræa*-Material den  $\frac{8}{8}$  besonders gleichförmig ist. Alle Individuen gehören zu dem durch lange, gerade Vorder- und Hinterstacheln und gerade Seiten gekennzeichneten langstacheligen Typus, oder vielmehr einer avancierten Form desselben; siehe Fig. 68. Exemplare mit kürzeren Stacheln und konvexen Seiten sind gar nicht vorhanden.

Die erste Generation, welche ausschliesslich am  $\frac{15}{7}$  vorhanden war, ist also ausgestorben, und eine neue Generation gebildet worden. Ob diese neue Generation die 2:te oder 3:te u. s. w. in der Reihenfolge ist, ist unmöglich zu entscheiden. Es ist anzunehmen, dass mehrere spätere Generationen gleichzeitig existieren.

Interessanter ist es zu konstatieren, dass die Entwicklung in derselben Richtung, die schon am  $\frac{15}{7}$  angedeutet wurde, fortgeschritten ist.

Die Entwicklung in der Richtung auf langstachelige Formen ist jetzt vollkommen durchgeführt. Nur *A. aculeata typica* ist vorhanden.

Die Übereinstimmung zwischen diesen Verhältnissen und der gleichzeitig (im Verhältnis zu der Zeugungstemperatur der ersten Generation) herrschenden hohen Temperatur scheint mir klar zutage zu liegen. Vgl. übrigens die Spina bei *Daphnia pulex*!

Von den Exemplaren am  $\frac{8}{8}$  tragen einige Eier, von denen eine Anzahl bedeutend kleiner sind als die Subitaneier, die am  $\frac{15}{7}$  vorhanden waren. Die letzteren waren 75 bis 85  $\mu$ , die ersteren sind nur 54 bis 64  $\mu$  lang. Sicherlich sind diese kleineren Eier ♂-Eier, was darauf deutet, dass die Zeit der Befruchtung und Dauereierbildung sich nähert.

#### Teich IV. $\frac{16}{7}$ und $\frac{8}{8}$ .

Der Teich IV stimmt mit dem Teich III überein, sowohl hinsichtlich der Lage als Tiefe, Ufer u. s. w. Er liegt nur einige Meter höher und ist etwas kleiner als dieser. Ausser im Teich selbst wurden Fänge in einem kleinen  $1 \times \frac{1}{2}$  m grossen, abgetrennten Teil desselben, der bei früherem, höherem Wasserstand mit dem Teich in Verbindung gestanden hatte, unternommen. Dieser abgetrennte Teil, den ich hierunter den *Nebentümpel* nennen werde, war im Moorboden gelegen und zum grössten Teil mit schwimmendem Moos angefüllt.

#### Den $\frac{16}{7}$

war die Temperatur im Teich  $12\frac{3}{4}^{\circ}$  C. ausserhalb des Steinstrandes, wo das Wasser 0,5 bis 1,5 dm tief war,  $13^{\circ}$  C. ausserhalb des Moosufers, wo die Tiefe 2,5 bis 3,0 dm betrug. Im Nebentümpel war die Temperatur  $16^{\circ}$  C.

Die Lufttemperatur  $11^{\circ}$  C. Das Wetter klar, beinahe windstill.

**Probe 39.** — Teich IV d.  $\frac{16}{7}$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

#### Crustacea.

- + — *Lepidurus arcticus*.
- c — *Daphnia pulex*.

#### Tardigrada — rr.

#### Diptera.

- + — *Chironomus*-Larven.

#### Rotatoria.

- r — *Polyarthra trigla*.
- rr — *Diaschiza gibba*.
- rr — *Catyphna brevis*.
- r — *Anuræa aculeata*.

#### Algen.

- ccc — *Volvox*.
- rr — *Cosmarium*.

**Probe 42.** — Teich IV d.  $16/7$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- rr — *Lepidurus arcticus*.
- + — *Chydorus sphaericus*.
- rr — *Marænobiotus brucei*.

Rotatoria.

- rr — *Metopidia lepadella*.
- rr — Unbest. Arten (2).

Diptera.

- rr — *Chironomus*-Larven.

Algen.

- rr — + Desmidiaceæ.
- + — Bacillariaceæ

etc.

**Probe 44.** — Teich IV d.  $16/7$ . Moos und Wasser, aus dem Nebentümpel in Netz Nr. 25 gespült.

Crustacea.

- cc — *Daphnia pulex*.
- c — *Chydorus sphaericus*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.
- + — *Marænobiotus brucei*.
- rr — *Candona rectangulata*.

Rotatoria.

- rr — *Diurella bidens*.
- rr — *Diurella obtusidens*.
- rr — *Diaschiza* sp. 2.
- c — *Mytilina mucronata*.
- rr — *Monostyla cornuta*.
- rr — *Metopidia lepadella*.
- rr — Unbest. Art.

Algen.

- rr — + Desmidiaceæ (*Cosmarium*, *Closterium*, *Pleurotænium*, *Staurastrum*).

Die Fauna des Teichs IV kann wie in den obigen Fällen in ein Plankton- und ein Vegetationsgebiet eingeteilt werden, die durch ihre speziellen Arten charakterisiert sind.

Der Nebentümpel nähert sich naturgemäss dem Vegetationsgebiet. Das Vorkommen von *Daphnia pulex* in demselben beruht ersichtlich darauf, dass er früher in offener Verbindung mit dem Teich gestanden hat. Auf diese Weise sind Ephippien von *Daphnia* in denselben geraten und dort entwickelt worden.

Die folgende Tabelle gibt eine kurze Übersicht über die Verteilung der Fauna.



	Plankton- gebiet	Vegetations- gebiet Rand- vegetation	Nebentümpel
<i>Lepidurus arcticus</i> . . . . .			
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .			
<i>Chydorus sphaericus</i> . . . . .			
<i>Cyclops crassicaudis</i> . . . . .			
<i>Marænobiotus brucei</i> . . . . .			
<i>Candona rectangulata</i> . . . . .			
<i>Polyarthra trigla</i> . . . . .			
<i>Diurella bidens</i> . . . . .			
<i>Diurella obtusidens</i> . . . . .			
<i>Diaschiza gibba</i> . . . . .			
<i>Diaschiza</i> sp. 2 . . . . .			
<i>Mytilina mucronata</i> . . . . .			
<i>Catypna brevis</i> . . . . .			
<i>Monostyla cornuta</i> . . . . .			
<i>Metopidia lepadella</i> . . . . .			
<i>Anuræa aculeata</i> . . . . .			
Unbest. Rotat.-Arten . . . . .			
<i>Chironomus</i> -Larven . . . . .			

Den  $\frac{8}{8}$

hatte das Wasser im Teich IV ein wenig abgenommen. Der Nebentümpel war noch vorhanden.

Die Temperatur im Teich war  $9\frac{3}{4}^{\circ}$  C. Im Nebentümpel  $6\frac{1}{4}^{\circ}$  C. Wasser vom Moorboden  $6^{\circ}$  C. Lufttemperatur um 6 Uhr vormittags  $5\frac{1}{4}^{\circ}$  C. Das Wetter still und klar. Siehe im übrigen Teich III den  $\frac{8}{8}$ .

**Probe 183.** — Teich IV d.  $\frac{8}{8}$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

Crustacea.

c — *Daphnia pulex*.

Diptera.

rr — *Chironomus*-Larven.

Rotatoria.

c — *Polyarthra trigla*.

rr — *Notholca foliacea*.

Algen.

ccc — *Volvox*.

rr — *Cosmarium*.

rr — *Pediastrum*.

**Probe 184.** — Teich IV d.  $\frac{8}{8}$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.	rr — <i>Catyphna rotundata</i> .
+ — <i>Chydorus sphaericus</i> .	+ — <i>Metopidia lepadella</i> .
rr — <i>Cyclops crassicaudis</i> .	r — Unbest. Arten (3).
+ — <i>Marænobiotus brucei</i> .	Protozoa r—rr.
+ — <i>Eucypris glacialis</i> .	Algen.
rr — <i>Candona rectangulata</i> .	
Rotatoria.	+ — Desmidiaceæ.
rr — <i>Diaschiza gibba</i> .	+ — Bacillariaceæ.

**Probe 185.** — Teich IV d.  $\frac{8}{8}$ . Wasser, aus dem Moorboden in Netz Nr. 25 gespült.

Crustacea.	Protozoa — r.
r — <i>Marænobiotus brucei</i> .	Nematoda — r.
Rotatoria.	Tardigrada — rr.
rr — <i>Diaschiza gibba</i> .	Algen.
rr — <i>Monostyla cornuta</i> .	+ — Desmidiaceæ.
rr — <i>Metopidia lepadella</i> .	+ — Bacillariaceæ.
rr — Unbest. Art.	

**Probe 186.** — Teich IV d.  $\frac{8}{8}$ . Wasser und Moos, aus dem Nebentümpel in Netz Nr. 25 gespült.

Crustacea.	cc — <i>Mytilina mucronata</i> .
+ — <i>Daphnia pulex</i> .	rr — <i>Mytilina brevispina</i> .
r — <i>Chydorus sphaericus</i> .	rr — <i>Catyphna brevis</i> .
+ — <i>Cyclops crassicaudis</i> .	rr — <i>Monostyla cornuta</i> .
rr — <i>Marænobiotus brucei</i> .	rr — <i>Metopidia lepadella</i> .
rr — <i>Eucypris glacialis</i> .	rr — <i>Colurella adriatica</i> .
rr — <i>Candona rectangulata</i> .	rr — <i>Notholca foliacea</i> .
	rr — Unbest. Art.
Rotatoria.	Protozoa — r.
rr — <i>Diurella bidens</i> .	Nematoda — rr.
rr — <i>Diurella obtusidens</i> .	

Algen.	
cc — Desmidiaceæ ( <i>Cosmarium</i> , <i>Closterium</i> , <i>Pleurotænium</i> , <i>Staurastrum</i> ).	

Die Verteilung der Fauna den  $\frac{8}{8}$  wird durch nachstehende Tabelle veranschaulicht.

	Plankton- gebiet	Nebentümpel	Vegetationsgebiet	
			Randvege- tation	Moorboden
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .				
<i>Chydorus sphaericus</i> . . . . .				
<i>Cyclops crassicaudis</i> . . . . .				
<i>Marænobiotus brucei</i> . . . . .				
<i>Eucypris glacialis</i> . . . . .				
<i>Candona rectangulata</i> . . . . .				
<i>Polyarthra trigla</i> . . . . .				
<i>Diurella bidens</i> . . . . .				
<i>Diurella obtusidens</i> . . . . .				
<i>Diaschiza gibba</i> . . . . .				
<i>Mytilina mucronata</i> . . . . .				
<i>Mytilina brevispina</i> . . . . .				
<i>Catyphna brevis</i> . . . . .				
<i>Catyphna rotundata</i> . . . . .				
<i>Monostyla cornuta</i> . . . . .				
<i>Metopidia lepadella</i> . . . . .				
<i>Coleurella adriatica</i> . . . . .				
<i>Notholca foliacea</i> . . . . .				
Unbest. Rotat.-Arten . . . . .				
Protozoa . . . . .				
Nematoda . . . . .				
Tardigrada . . . . .				
<i>Chironomus</i> -Larven . . . . .				

### **Daphnia pulex.**

Wenn man die Daphnien im Teich IV den  $16/7$  mit den Daphnien im Teich III den  $15/7$  vergleicht, wird man finden, dass sie im grossen und ganzen mit einander übereinstimmen. Die ersten 6 Individuen in der Tabelle Probe 40 (Teich IV) entsprechen also vollständig der Tabelle Probe 20 (Teich III). In beiden Fällen müssen wir die grössten Individuen, die ausserdem die längste Spina haben, als die jüngsten ansehen.

Während wir betreffs des Teichs III aus theoretischen Gründen annehmen müssen, dass die Fortsetzung der ersten Generation sich durch eine lange Spina auszeichnen muss, treffen wir im Teich IV diese Fortsetzung selbst an. Sie besteht aus den 4 letzten Exemplaren der Tabelle, deren Spina merklich länger ist als die der übrigen, und deren



T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R
<b>Probe 40</b>					
214	$\frac{3,7}{177}$	126	34	11	3
207	$\frac{3,7}{170}$	120	37	11	5,5
161	$\frac{3,1}{130}$	85	27	8,5	3
160	$\frac{2,9}{131}$	78	25	11	3
153	$\frac{2,7}{126}$	75	25	10	1
153	$\frac{2,7}{126}$	78	27	10	1,5
144	$\frac{2,7}{117}$	78	46	7,5	3,5
120	$\frac{2,2}{98}$	56	34	9	2
134	$\frac{2,8}{106}$	—	41	—	—
146	$\frac{3,1}{115}$	—	44	—	—

Ad., eph., juv. . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Stacheln d. Abd. . . . .	10	11	12	10	—	—	—	—	—
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . .	6 <sub>2</sub>	5 <sub>1</sub>	4 <sub>2</sub>	6 <sub>1</sub>	—	—	—	—	—
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . .	10	7	8	9	—	—	—	—	—
A. II 4 . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	35	33
A. II 3 . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	40	38
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk	—	—	—	—	22	23	21	21	—
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	—	—	—	—	21	22	21	19	—
Ovarium . . . . .	4-zellgr.	=	=	=	—	—	—	—	—
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	12	10	13	13	—	—	—	—	—

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R
<b>Probe 181</b>					
245	$\frac{4,1}{204}$	156	51	15	6,5
240	$\frac{4,2}{197}$	139	17	15	5
238	$\frac{4,1}{197}$	156	29	15	4,5
231	$\frac{3,9}{192}$	156	22	16	5,5
230	$\frac{4,2}{187}$	139	24	16	3,5
—	—	—	—	—	—
129	$\frac{2,9}{100}$	65	41	10	2,5
126	$\frac{2,6}{100}$	68	34	8	3
126	$\frac{2,6}{100}$	61	37	9	3

Ad., eph., juv. . . . .	Eph.	Eph.	Eph.	Juv.	Juv.
Stacheln d. Abd. . . . .	14	15	15	11	10

Schalensfarbe, gerade untere Kopfkontur u. s. w. sie als Junge charakterisieren.

Probe 40 bestätigt also den theoretischen Satz betreffs der Probe 30 und verleiht der Deutung, die ich den Verhältnissen gegeben, grössere Wahrscheinlichkeit.

Die älteren Exemplare dieser ersten Generation im Tümpel IV haben 4-Zellgruppen in den Ovarien und bereiten also die Bildung von Subitaneiern vor.

Die Charaktere, die im übrigen diese Daphnien kennzeichnen, sind:

1) Rostrum ungewöhnlich kurz.

2) Nebenaugen deutlich, oft gross.

3) Das Auge rund oder mit der Längsachse in der Längsrichtung des Körpers. Lichtbrechende Partien wenige oder gar keine.

4) Schale rau, nicht retikuliert.

Das Verhältnis zwischen Antennen und Borste ist dasselbe wie bei den Daphnien im Teich III.

Auch im Nebentümpel (siehe Tabelle Probe 43) zeichnen sich die jüngeren Daphnien durch eine längere Spina aus. Im übrigen stimmen sie mit den Daphnien im Tümpel IV in allen oben erwähnten Charakteren überein, was ja zu erwarten war. Ihre Schalen sind jedoch deutlich retikuliert im Gegensatz zu denjenigen der letzteren.

Als eine Kuriosität kann erwähnt werden, dass die kleinen Stacheln an der Abdominalklaue zuweilen in 2 Gruppen eingeteilt sind. An den Klappen und Schalen kommen einige gruppenförmig angeordnete Auswüchse, wahrscheinlich parasitischer Art, vor (siehe Fig. 20, Kap. III, *D. pulex*).

Den  $\frac{8}{8}$  sind die Daphnien im Teich IV ungefähr ebenso weit in der Entwicklung gekommen wie die Daphnien im Teich III an demselben Tage. Ich erlaube mir daher auf die obige Behandlung derselben zu verweisen. Der Entwicklungsverlauf geht aus dem Schema Typ. 3, Kap. III, *D. pulex*, hervor.

Im Verhältnis zum Teich III sind die verschiedenen Generationen beträchtlich einheitlicher. Die Variationen sowohl hinsichtlich T u. s. w. als der Spina sind geringer. Die Ursache davon dürfte eine grössere Gleichzeitigkeit in der Entwicklung sein, was Probe 40 bereits deutlich angab.

Deutlicher als im Teich III sehen wir hier, dass die Abdominalklaue bei fast allen erwachsenen Individuen stark deformiert ist, und dass auch der hintere Teil des Abdomens ein ziemlich abnormes Aussehen hat. (Siehe Fig. 20, Kap. III, *D. pulex*.)

Im Nebentümpel ist am  $\frac{8}{8}$  nur eine kleine Anzahl Individuen vorhanden, welche ihre Ephippien eben abgeworfen haben. Sie stimmen im übrigen mit den Exemplaren des Teiches überein.

Der Stamm ist offenbar zugrunde gegangen. Falls eine zweite

Generation auf parthenogenetischem Wege erzeugt worden ist — und der Inhalt der Ovarien den  $^{16}/_7$  deutete an, dass Subitaneierbildung bevorstand —, ist sie offenbar ganz ausgestorben. Nur eine kleine Anzahl Individuen der ersten Generation ist zur Ephippien- und Dauereierbildung gekommen.

Es kommen keine ♂ in den Proben vor.

### *Chydorus sphæricus.*

Der Entwicklungsverlauf u. s. w. des *Chydorus sphæricus* im Teich IV stimmt vollständig mit den Verhältnissen im Teich III überein.

Am  $^{16}/_7$  ist nur die erste aus den Dauereiern hervorgegangene Generation vorhanden, welche ausschliesslich aus ♀ besteht, von denen einige Subitaneier oder Embryonen in den Bruträumen haben, einige jung sind. Eine Anzahl noch nicht entwickelter, überwinteter Dauereier ist vorhanden.

Den  $^8/_8$  hat die erste Generation die Subitaneierzeugung beendet und ist nach Befruchtung zur Dauereierbildung übergegangen. Auch die zweite aus ♀ und ♂ bestehende Generation hat angefangen, Dauereier zu bilden.

Die Mittellänge der eiertragenden (erwachsenen) ♀ ist den  $^{16}/_7$  0,38 mm. Die Länge derselben schwankt zwischen 0,36 und 0,41 mm. Die Mittelhöhe ist 0,37 mm. Den  $^8/_8$  sind teils grössere ♀, bis zu 0,43 mm, teils kleinere, bis zu 0,35 mm, vorhanden. Die Länge der ♂ ist 0,31—0,32 mm.

Die Schalen sind rauh mit schwacher Retikulierung, besonders im unteren, hinteren Teil der Klappen, von wo sie sich über die ganze Schale hinauf ausdehnt.

Der *Chydorus* des Nebentümpels stimmt in der Hauptsache mit den Individuen des Teichs überein. Die Mittellänge der ♀ ist am  $^{16}/_7$  0,38 mm, die Mittelhöhe 0,36 mm. Die Länge schwankt zwischen 0,37 und 0,41 mm.

Da die Variationen an keine Regeln gebunden zu sein scheinen, will ich meine ausführlichen Tabellen hier nicht mitteilen.

### *Cyclops crassicaudis.*

Im Teich IV ist *Cyclops crassicaudis* den  $^{16}/_7$  sehr selten (rr). Nur vereinzelt erwachsene ♂ und ein paar junge Ex. sind vorhanden.

Am  $^8/_8$  ist die Art allgemeiner (+). Erwachsene Individuen fehlen gänzlich, wie auch Nauplien. Alle Exemplare sind jung, gewöhnlich 0,68 mm lang.



**Marænobiotus brucei.**

Den  $^{16}/_7$  sind nur Nauplien und Metanauplien vorhanden. Diese sind im Teich IV sehr selten (rr), im Nebentümpel recht allgemein (+).

Den  $^8/_8$  gibt es nur erwachsene Exemplare. ♀ haben Inhalt in den Ovarien, ♂ Spermatophoren im Körper. Einzelne Paare in Kopulation. Kommt + in Probe 184 (Randvegetation) und Probe 186 (Nebentümpel) vor.

Länge: ♀ 0,55–0,63 mm, ♂ 0,31–0,39 mm, ♂ Furkalborste 0,19–0,20 mm.



Fig. 6. Tümpel V.

Phot. d.  $^{16}/_7$  1910. O. Olofsson.

**Candona rectangulata.**

$^{16}/_7$ . Nur Junge.

$^8/_8$ . Nur erwachsene Weibchen mit Eiern.

Was die Rotatorien anbelangt, so macht das im Teich IV seltene Vorkommen der oben besonders besprochenen Arten eine eingehendere Behandlung ihrer Biologie unmöglich.

Hier will ich nur bemerken, dass, wie im Teich III, *Polyarthra trigla* f. *aptera* den  $^{16}/_7$  vorhanden ist, den  $^8/_8$  aber gänzlich fehlt.

**Tümpel V**  $16/7$  und  $8/s$ .

Der Tümpel V liegt etwas niedriger als die beiden vorigen Teichen und ist im Gegensatz zu diesen von einem ebenen, mit kleinen Mooshügeln bedeckten Moorboden umgeben.

*Grösse*: etwa  $20 \times 10$  m.

*Tiefe*: etwa 10 cm. Etwas seichter an den Ufern. Einige etwa 15 cm tiefe Gruben sind vorhanden.

Die *Ufer* bestehen aus üppigem Moorboden.

Der *Boden* besteht aus feinem Schlamm.

Die *Temperatur* ist im Tümpel  $16^{\circ}$  C., im Moosrand  $15^{\circ}$  C. Das Wasser des Moorbodens ist  $10^{\circ}$  C.

Tümpel V war den  $16/7$  sehr seicht und teilweise ausgetrocknet, so dass der Boden nach der einen Seite hin oberhalb trockengelegt war. Schon mit blossen Auge konnte eine sehr grosse Anzahl ehippientragende Daphnien im Wasser beobachtet werden. Einige Exemplare von *Lepidurus arcticus* krochen im Bodenschlamm umher.

**Probe 45.** — Tümpel V d.  $16/7$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- cc — *Daphnia pulex*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.
- rr — *Eucypris glacialis*.

Rotatoria.

- c — *Polyarthra trigla*.
- rr — *Metopidia lepadella*.
- r — *Notholca foliacea*.
- rr — Unbest. Art.

Nematoda — rr.

Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

Algen.

- r — Bacillariaceæ.
- + — Hydrodictyaceæ.
- rr — Prasiolaceæ.

**Probe 47.** — Tümpel V d.  $16/7$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- rr — *Macrothrix arctica*.
- + — *Cyclops crassicaudis*.
- c — *Marenzelleria brucei*.
- + — *Eucypris glacialis*.
- + — *Candona rectangulata*.

Rotatoria.

- rr — *Rattulus carinatus*.
- rr — *Mytilina mucronata*.

- rr — *Euchlanis dilatata*.
- rr — *Metopidia lepadella*.
- rr — *Colurella obtusa*.
- rr-c — Unbest. Arten (2).

Turbellaria — rr.

Nematoda — rr.

Gastrotricha — rr.

Tardigrada — r.

## Algen.

cc — Peridiniaceæ.

rr—c — Desmidiaceæ.

c — Bacillariaceæ.

r — Hydrodictyaceæ.

r — Prasiolaceæ.

Blaugrüne Algen, Sporensta-  
dien etc.

Man bemerkt, dass in Probe 45 einige Arten, die wir früher als an die Vegetation gebunden gesehen, vorhanden sind. Da nur einzelne Exemplare derselben draussen im Tümpel wahrgenommen worden sind (rr), werde ich sie nachstehend nicht als Planktonformen aufführen.

Den  $\frac{8}{8}$  war Tümpel V völlig ausgetrocknet. Der Bodenschlamm in der Mitte des Tümpels und die Moosvegetation an den Ufern waren jedoch ziemlich feucht. Proben von Bodenschlamm und Moos wurden genommen, auf welche ich in einem anderen Zusammenhang zurückkommen werde (s. Kap. III, *Macrothrix arctica*, Kulturversuche).

Die Temperatur im Bodenschlamm war  $3\frac{1}{4}^{\circ}$  C., in der Moosvegetation 4 C. Die Lufttemperatur war  $3^{\circ}$  C. Nacht und Schatten. Siehe oben Teich III  $\frac{8}{8}$ !

	Plankton- gebiet	Vegetations- gebiet
		Rand- vegetation
<i>Daphnia pulex</i> . . . . .		
<i>Macrothrix arctica</i> . . . . .		
<i>Cyclops crassicaudis</i> . . . . .	— —	
<i>Marænobiotus brucei</i> . . . . .		
<i>Eucypris glacialis</i> . . . . .	— —	
<i>Candona rectangulata</i> . . . . .		
<i>Polyarthra trigla</i> . . . . .		
<i>Rattulus carinatus</i> . . . . .		
<i>Mytilina mucronata</i> . . . . .		
<i>Euchlanis dilatata</i> . . . . .		
<i>Metopidia lepadella</i> . . . . .		
<i>Colurella obtusa</i> . . . . .		
<i>Notholca foliacea</i> . . . . .		
Unbest. Rotat.-Arten . . . . .	— —	
Turbellaria . . . . .		
Nematoda . . . . .	— —	
Gastrotricha . . . . .		
Tardigrada . . . . .		
Chironomus-Larven . . . . .		

Ich werde bei einer vergleichenden Übersicht über die Gewässer III, IV und V auf die Fauna des Tümpels V zurückkommen.



**Daphnia pulex.**

Untersucht man die Tabelle Probe 45, welche ein recht gutes Bild von den Daphnien des Tümpels V d.  $16/7$  gibt, so findet man, dass diese in zwei scharf getrennte Gruppen, zwischen welchen Übergänge gänzlich fehlen, eingeteilt werden können.

Die eine Gruppe umfasst Individuen, deren Länge zwischen 167 und 257 schwankt, und die sich alle in irgend einem Fortpflanzungsstadium befinden oder ein solches soeben verlassen haben.

Die andere Gruppe umfasst nur sehr junge Individuen, die in den meisten Fällen nur eine kurze Zeit ausserhalb der Bruträume frei gelebt haben.

Die erste dieser Gruppen besteht aus den Individuen, die aus den überwinterten Dauereiern hervorgegangen sind, und bildet die erste Generation. Ich werde mich hier unten etwas ausführlicher mit dieser ersten Generation beschäftigen, die gerade im Tümpel V in einer ungewöhnlich klaren Weise einige Verhältnisse in bezug auf die Fortpflanzung der Daphnien im allgemeinen und ganz besonders auf Spitzbergen illustriert.

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 45</b>						
257	$\frac{4.6}{211}$	170	29	15	7	Mit Eph.
233	$\frac{4.6}{187}$	163	27	14	6,5	» Embr.
229	$\frac{4.5}{184}$	153	24	18	6	» Eph.
226	$\frac{4.6}{180}$	153	24	13	7	» Embr.
214	$\frac{4.3}{171}$	143	22	14	5,5	» Eph.
211	$\frac{4.1}{170}$	145	24	15	5	» Embr.
211	$\frac{4.4}{167}$	136	26	17	6	Ad.
197	$\frac{4.1}{156}$	126	21	15	5	»
185	$\frac{3.6}{149}$	109	15	13	4,5	»
167	$\frac{3.2}{135}$	93	17	13	4	»
85	$\frac{2.0}{65}$	39	44	7	1,5	Juv.
85	$\frac{2.0}{65}$	43	46	5,5	1,5	»
83	$\frac{1.8}{65}$	43	43	5,5	1,5	»

Ad., eph., juv. . . . .	Ad.	Eph.	—	—	—	—	—	—	—	—
Stacheln d. Abd. . . . .	14	15	14	14	12	15	15	16	16	13
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . .	5 <sub>1</sub>	4 <sub>2</sub>	—	—	—	—	—	—	—	—
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . .	11	11	—	—	—	—	—	—	—	—
A. II 4 . . . . .	45	50	—	—	—	—	—	—	—	—
A. II 3 . . . . .	49	55	—	—	—	—	—	—	—	—
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk	29	31	—	—	—	—	—	—	—	—
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . .	27	29	—	—	—	—	—	—	—	—

Wenn man die Tabelle Probe 45 genauer betrachtet, findet man, dass, gleichzeitig damit dass die Grösse des Individuums (T) innerhalb der ersten Generation abnimmt, auch die Länge der Spina (S) abnimmt. Oben (siehe Teich III und IV) habe ich als wahrscheinlich angenommen, dass die grössten Individuen der ersten Generation in einigen Fällen die jüngsten sind, und habe dies als Ausgangspunkt bei der Besprechung der Länge der Spina benutzt. Da die erste Generation in diesem Fall für eine andere und einfachere Ursache der Variation der Spinalänge spricht — und zwar so, dass die grössten Individuen die längste Spina haben, und dass diese gleichzeitig damit an Länge zunimmt, dass T sich vergrössert —, will ich kurz den Grund meiner oben ausgesprochenen Meinung näher motivieren.

Jede *Daphnia* durchläuft, ehe sie erwachsen ist, mehrere Häutungen, deren Anzahl wenigstens nach oben als fest begrenzt anzusehen ist. In gewissen Fällen dürfte ihre Anzahl kleiner als gewöhnlich sein, und die Fortpflanzung in einem verhältnismässig jungen Stadium anfangen.

Treffen nun eine grössere oder kleinere Anzahl dieser Häutungen während einer Zeit ein, wo die Nahrungsverhältnisse schlecht sind, so werden die Zuwachsmöglichkeiten für das Individuum geringer. Das Tier bleibt klein. Dies ist, meines Erachtens, der Fall bei den Daphnien, die am frühesten aus den Dauereiern hervorgegangen sind.

Für diejenigen, welche später geboren sind, hat dagegen die grössere Anzahl Häutungen unter guten Nahrungsverhältnissen stattgefunden. Die Tiere haben demzufolge eine bedeutendere Grösse erreichen können. Dies gilt dann für die später geborenen Individuen der ersten Generation.

Als einen Beweis für die Richtigkeit dieser Folgerung will ich auf die Tabelle Probe 30 (S. 230) verweisen. Hier sind nur 3 Individuen mit T bzw. 201, 211, 235 vorhanden. Von diesen ist das grösste (235) nachweislich das jüngste, was ohne Zweifel aus seiner Farbe, der Grösse von  $\frac{A+B}{V}$ , der Form des Kopfes u. s. w. hervorgeht. Da für dieses

jüngere Individuum eine grössere Anzahl Häutungen übrig ist, ist es unzweifelhaft, dass wir bei der erwachsenen ersten Generation einen noch grösseren Unterschied in der Grösse zwischen den einzelnen Individuen finden werden. Dass dies wirklich der Fall ist, zeigt die Tabelle Probe 170 (S. 230). Man kann also als sicher ansehen, dass innerhalb der Erwachsenen der ersten Generation das Alter des Individuums im umgekehrten Verhältnis zu seiner Grösse steht, so dass die kleinsten Individuen am ältesten, die grössten am jüngsten sind. Dies gilt jedoch nur unter normalen Verhältnissen.

Kehren wir jetzt zur Spina zurück, so sehen wir, dass diese bei den ältesten am kürzesten und bei den jüngsten am längsten ist. Ihre

Variation verläuft also in ganz derselben Weise, wie wir es in allen obigen Fällen gefunden haben, und so wie man es auf Grund eines eventuellen Zusammenhangs mit der Temperatur erwarten konnte. Ein weiterer Beweis also dafür, dass ein solcher Zusammenhang tatsächlich vorhanden ist.

Die zweite aus den Subitaneiern hervorgegangene Generation zeichnet sich, wie im vorigen Fall, durch noch längere Spina aus. Dass diese Spinalänge keineswegs von den Nahrungsverhältnissen abhängig ist, geht schon aus dem hervor, was ich oben hinsichtlich der ersten Generation hervorgehoben habe. Die zweite Generation zeigt es noch sicherer. Die Individuen der zweiten Generation sind nämlich eben aus den Bruträumen hervorgekommen — ihre ventral nach innen gebogene Spina (in einigen Fällen) beweist dies — und bis vor kurzem von den Nahrungsverhältnissen im Tümpel überhaupt unabhängig gewesen. Ihr Darminhalt ist ausserdem dunkel, was auf schlechte Ernährung deutet, und dies ist auch — und das ist wichtiger — ohne Ausnahme der Fall mit ihren Müttern von der ersten Generation. Trotz dieser schlechten Ernährung ist die Spina hier bedeutend länger als bei der ersten Generation.

Mit der zu dieser Zeit herrschenden hohen Wassertemperatur stimmt die Spinalänge dagegen besonders gut überein.

Das auffallendste bei den Daphnien des Tümpels V ist, dass sie sich schon den  $16/7$  in sehr lebhafter Fortpflanzung befinden, und dass ♀ mit Subitaneiern (bzw. Embryonen) und Dauereiern gleichzeitig vorhanden sind. Um die Verhältnisse zu beleuchten, werde ich einige Individuen in verschiedenen Entwicklungsstadien eingehend behandeln.

1) Ad. ♀ mit 2 Dauereiern in einem schwach gefärbten Ehippium. In dem Ovarium Drkgr (Dauerei keimgruppe) und vor dieser 4-Zellgruppen.

Die Farbe des Ehippiums zeigt, dass es vor kurzem gebildet wurde, und dass also die Dauereier die Ovarien eben verlassen haben. Nichtsdestoweniger ist in dem Ovarium schon eine neue Dauerei keimgruppe, d. h. Anlage zu neuen Dauereiern, vorhanden. Die folgenden Individuen werden zeigen, dass diese Anlagen in der Tat bedeutend früher auftreten.

2) Ad. ♀ mit schwach gefärbtem Ehippium, ohne Eier. Die Ovarien sind mit einer körnigen, lobierten, gelben Masse angefüllt. Im hinteren Teil des Ovariums sind schon Drkgr und 4-Zellgruppen vorhanden.

Dieses Individuum hat eben ein Ehippium gebildet, in welches die Dauereier noch nicht eingetreten sind. Die Dauereier sind noch in den Ovarien und zwar in Gestalt lobierter, gelber Massen. Schon bevor diese Eier die Ovarien verlassen haben, sind Anlagen zu neuen Dauereiern darin in der Gestalt von Drkgr und 4-Zellgruppen vorhanden.

3) Ad. ♀ mit Embryonen im Brutraum. Die Ovarien sind mit



einer körnigen, lobierten, gelben Masse angefüllt. Hinter derselben sieht man eine feinkörnige 4-Zellgruppe, die wahrscheinlich die neue Drkgr ist.

Obgleich dieses Individuum die Embryonen noch in dem Brutraum hat, sind die Ovarien doch mit den schon so gut wie fertigen Dauereiern angefüllt. Ja, sogar die Keime zu dem zweiten Paar Dauereiern sind schon vorhanden.

4) ♀ mit sehr jungen Embryonen im Brutraum. Die Ovarien sind mit einer feinkörnigen, gelben Masse, wahrscheinlich Dauereidotter, angefüllt.

Die künftigen Dauereier sind also recht weit in der Entwicklung gekommen, ziemlich bald nachdem die Subitaneier in den Brutraum hinausgekommen sind.

5) Junges Individuum. In den Ovarien kann keine Differenzierung wahrgenommen werden.

Die obigen Beispiele zeigen, dass schon während der Zeit, wo die ♀ Subitaneier und Embryonen in den Bruträumen oder den ersten Wurf der Dauereier in den Ephippien tragen, die neuen Dauereier in den Ovarien fertiggebildet vorhanden sind. Ja, schon ehe die Dauereier des ersten Wurfs die Ovarien verlassen haben, ist in denselben die Anlage zum zweiten vorhanden.

Hierdurch wird ein besonders rascher Übergang von der Subitan- zur Dauereierbildung und ein schnelles Abschliessen der letzteren ermöglicht. Ohne Zweifel darf man annehmen, dass es gerade diese Fähigkeit der Daphnien, schnell zur Dauereibildung zu gelangen, ist, die ihr Vorkommen im Tümpel V ermöglicht.

Dass die Entwicklung überhaupt im Tümpel V früher angefangen hat als in den zuvor behandelten Gewässern, ist unzweifelhaft. Sowohl der Standpunkt sämtlicher Crustaceen, als auch der Reichtum der Fauna und der Algenflora beweisen dies. Es kann daher nicht wunder nehmen, dass die ganze erste Generation der Daphnien erwachsen ist, und dass die Erzeugung der Subitaneier angefangen hat. Was dagegen Staunen erregen muss, dass ist, dass gleichzeitig mit dieser Subitaneiererzeugung die Produktion von Dauereiern lebhaft vor sich geht. Es scheint mir wahrscheinlich, dass das Austrocknen des Tümpels V, das am  $16/7$  schon recht weit fortgeschritten war, die Dauereierbildung beschleunigt hat. Durch welche Mittel dies geschehen ist, das werde ich weiter unten, wenn Beobachtungen von anderen Lokalen ein reichhaltigeres Material geliefert haben, näher erörtern.

Das Daphnien-Material im Tümpel V gestattet mir auf ein Problem näher einzugehen, das von besonders grossem allgemeinem Interesse ist, nämlich die Bedingungen für die Bildung der Ephippien und der Übergang der Dauereier in dieselben.

Nach v. SCHARFENBERG (1910) will ich hier die wichtigen Schlussfolgerungen wiederholen, die WEISMANN schon 1877 gezogen hat. Die

Untersuchungen WEISMANNs umfassen, wie bekannt, eine grosse Anzahl Cladoceren aus verschiedenen Gattungen, u. a. *Daphnia pulex*. v. SCHARFENBERG hat folgende Ergebnisse an *Daphnia magna* bestätigt.

1. Die Dauereier werden von ♂-lichem Einfluss vollkommen unabhängig gebildet.

2. Die Dauereier entwickeln sich erst nach vorhergehender Befruchtung.

3. Unbefruchtete Dauereier treten nicht in die Bruträume ein, sondern zerfallen nach einiger Zeit im Ovarium.

4. Die Schale wird, nur wenn das Ovarium sich in Dauereierzeugung befindet, in ein Ephippium umgewandelt.

5. Die aus den Dauereiern hervorgegangene erste Generation ist immer ♀-lich.<sup>1</sup>

Gehen wir von dem Satz 5 aus, so finden wir, dass die Verhältnisse auf Spitzbergen ihn vollständig bestätigen. In allen von mir bis jetzt behandelten Fällen hat die aus den Dauereiern hervorgegangene erste Generation ausschliesslich aus ♀ bestanden. Keine Beobachtungen von anderen Lokalen auf Spitzbergen weichen von dieser Regel ab.

Die ♂, welche nach Satz 2 und 3 für den Übergang der Dauereier in die Ephippien und für ihre weitere Entwicklung nötig sind, müssen also auch auf Spitzbergen einer aus den Subitaneiern später hervorgegangenen Generation angehören. Die einzige Generation, von welcher die Rede sein kann, ist die zweite.

Betrachtet man nun den <sup>16</sup>/<sub>7</sub> die zweite Generation im Tümpel V, so findet man, dass sie sich ausschliesslich in einem sehr frühen Entwicklungsstadium befindet. Eine Anzahl Individuen ist noch Subitaneier und Embryonen in den Bruträumen ihrer Mütter, die ältesten sind vor kurzem frei geworden und jedenfalls sehr jung. Die Ovarien der ♀ sind völlig undifferenziert. Wenn eventuell ♂ in dieser zweiten Generation vorkommen sollten, müssen sie also als sehr unentwickelt angesehen werden und nicht fortpflanzungsfähig sein. Noch weniger haben sie zu der Dauereierbildung (den Übergang der Dauereier in die Ephippien u. s. w. umfassend) beitragen können, die nachweislich schon eine Zeitlang fortgedauert und wahrscheinlich angefangen hat, sobald einige Individuen der zweiten Generation überhaupt frei wurden.

Damit scheint mir zu voller Evidenz bewiesen zu sein, dass die Dauereierbildung, den Übergang der Dauereier in die Ephippien und ihre weitere Entwicklung umfassend, wenigstens in diesem Falle ohne die Gegenwart oder das Mitwirken der ♂ und ohne vorhergehende Befruchtung stattfindet.

Sollten übrigens die ♂ in diesem Fall von irgend welcher Bedeutung sein, so müssten sie gerade in diesen Proben vorhanden sein. Sind sie nur für die Befruchtung nötig, so müssen sie gerade jetzt da sein,

<sup>1</sup> Auf eine nähere Diskussion dieser Sätze gehe ich erst in Kap. III ein.

weil die Ovarien einer grossen Anzahl ♀ mit reifer Dauereiermasse angefüllt sind. Sind sie nur für den Übergang der Dauereier in die Ephippien nötig, so müssen sie gerade jetzt vorhanden sein, weil bei einigen ♀ dieser Übergang eben geschehen, und bei anderen mit schon fertigen Ephippien unmittelbar bevorstehend ist. Dass sie jetzt gänzlich fehlen, beweist an und für sich, dass Dauereierbildung u. s. w. in diesem Fall ohne Beisein oder Mitwirken von ♂ stattfindet.

Dass dies nicht allein für die Daphnien des Tümpels V gilt, sondern für alle von mir untersuchten Bestände von *Daphnia pulex* auf Spitzbergen, geht aus den obigen Beobachtungen in den Teichen III und IV hervor, wo auch keine ♂ vorhanden waren, und wird ferner in allen folgenden Fällen bestätigt werden.

Auf die weitreichende Bedeutung, die dies für damit in Zusammenhang stehende Probleme hat, werde ich erst bei der allgemeinen Besprechung der *Daphnia pulex* näher eingehen.

Hier will ich eine vielleicht weniger wesentliche Seite der Sache berühren, die in diesem besonderen Fall ihr unbestreitbares Interesse hat. Ich kann dies kurz so ausdrücken, dass es nur dank dieser Fähigkeit, ohne Befruchtung Dauereier zu erzeugen, für die Daphnien möglich ist, im Tümpel V überhaupt zu existieren. Demzufolge kann die Dauereierbildung unmittelbar auf die Erzeugung von Subitaneiern folgen, ohne von dem Zeitpunkt abhängig zu sein und aufgeschoben zu werden, bis die zweite Generation erwachsen ist und die zu dieser Generation gehörenden ♂ fortpflanzungsfähig sind. Wäre eine derartige Verzögerung in diesem Fall nötig gewesen, so wäre ohne Zweifel der ganze Daphnienstamm mit einem Male ausgestorben. Die weit fortgeschrittene Austrocknung zeigt nämlich, dass die zweite Generation niemals das erwachsene Stadium erreichen wird. Da sich vermuten lässt, dass eine solche Austrocknung alljährlich stattfindet, oder wenigstens während einiger der vorhergehenden Jahre stattgefunden hat, so würde die Entwicklung eines Daphnienstammes im Tümpel V in dieser Weise vollständig unmöglich gemacht werden. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass *Chydorus sphaericus* gerade darum im Tümpel V fehlt, weil Befruchtung für seine Dauereierbildung nötig ist. Die Verhältnisse im übrigen scheinen seinem Leben besonders günstig zu sein. In den anderen Gewässern sehen wir, dass er Subitaneier, und damit eine zweite Generation, viel früher als *Daphnia pulex* erzeugt. Für die Dauereierbildung ist es aber erforderlich, dass diese zweite Generation erwachsen sein muss, d. h. dass befruchtungsfähige ♂ vorhanden sind. Die Entwicklung erreicht in dem früh austrocknenden Tümpel V niemals diesen Punkt, und demzufolge kann ein *Chydorus*-Stamm dort nicht leben.

Die Charaktere, die im übrigen *Daphnia pulex* im Tümpel V kennzeichnen, sind:

- 1) Rostrum von mittlerer Länge.



2) Nebenaugen deutlich.

3) Das Auge ungewöhnlich dicht am Vorderrande des Kopfes, mit der Längsachse in der Längsrichtung des Körpers. Lichtbrechende Partien zahlreich.

4) Schale deutlich retikuliert.

Das Verhältnis zwischen Antennen und Borste ist dasselbe wie bei den Daphnien in den Teichen III und IV.

### **Macrothrix artica.**

Diese Art kommt selten in der Moosvegetation des Tümpels V vor. Die meisten Exemplare sind nicht erwachsen. Ein paar erwachsene ♀ mit (7, 8) Subitaneiern im Brutraum sind wahrgenommen.

Die Grösse u. s. w. derselben war ( $\frac{1}{100}$  mm):

Länge . . . . .	84	86
Höhe . . . . .	61	60
Länge von A. I . . . . .	17	16,5
Sub.-eier . . . . .	7	8

Dass *Macrothrix arctica* trotz der Austrocknung doch ihre Fortpflanzung nebst Dauereierbildung beenden kann, wird durch die Moosproben, die ich dort den  $\frac{8}{8}$  nahm und nach meiner Heimkehr in Wasser legte, bewiesen. Siehe darüber Kap. III, *M. arctica*, Kulturversuche.

### **Cyclops crassicaudis.**

*Cyclops crassicaudis* kommt ziemlich allgemein in der Moosrandvegetation vor. Nur Nauplien und Junge sind vorhanden.

### **Marænobiotus brucei.**

*Marænobiotus brucei* kommt allgemein (e) in der Randvegetation vor. Nur Nauplien und junge Individuen, von welchen die grössten 0,36–0,41 mm messen, sind vorhanden. Erwachsene Exemplare fehlen gänzlich.

### **Eucypris glacialis.**

Tritt ziemlich gemein in der Randvegetation auf. Vereinzelte Exemplare auch im freien Wasser erhalten.

Alle Exemplare sind noch jung.

**Candona rectangulata.**

In der Randvegetation ziemlich gemein. Nur Junge sind noch vorhanden.

Man dürfte berechtigt sein anzunehmen, dass sowohl die Ostracoden als *Marænobiotus brucei* und *Macrothrix arctica* in nasser Moosvegetation oder feuchtem Bodenschlamm leben und ihre Fortpflanzung beenden können, und also trotz des Austrocknens sich unter der Fauna des Tümpels erhalten können.

Die Stadien, die am  $16/7$  vorhanden sind, deuten nämlich darauf hin, dass sie sich aus Eiern am Anfang der Vegetationsperiode entwickelt haben und nicht von anderen Stadien herrühren, die in eingetrocknetem und gefrorenem Zustand vom vorigen Jahre her sich erhalten haben. Vgl. ferner die spezielle Behandlung dieser Arten.

Vergleicht man die Teiche III, IV und den Tümpel V hinsichtlich der Fauna, so findet man, dass sie in einem Fall vollständig übereinstimmen sowohl mit einander als mit den Gewässern um die Coles Bay, See I und Tümpel II. Man kann nämlich in allen diesen die Fauna in ein Plankton- und ein Vegetationsgebiet einteilen, welche ziemlich scharf von einander getrennt sind, ja so scharf, dass gemeinsame Arten im allgemeinen fehlen.

In der Coles Bay war dieses Verhältnis weniger geeignet, Staunen zu erregen, da ein Gewässer von der Grösse und Tiefe des Sees I eine wirkliche Planktonfauna beherbergen musste. Die Teiche III—IV und der Tümpel V sind dagegen von so unbedeutender Ausdehnung und so geringer Tiefe, dass man eine rein planktonische Fauna in denselben a priori als ausgeschlossen ansehen muss.

Es ist ohne weiteres klar, dass die meisten der hier vorkommenden Planktonformen von der Tiefe und der Ausdehnung des Gewässers unabhängig sind. Sie verlangen nur offenes Wasser und meiden die Vegetation, während die Vegetationsformen an diese gebunden sind und nur zufälligerweise in offenem Wasser angetroffen werden.

Vergleicht man unter einem anderen Gesichtspunkt die Fauna dieser Wasseransammlungen, so findet man, dass sie eine grosse Anzahl gemeinsamer Arten beherbergt. Bedenkt man, welche gleichartigen Verhältnisse diese Gewässer darbieten und wie klein das Gebiet, in welchem sie gelegen sind, ist, so dürfte dies kein Staunen erregen. Erstaunlich ist aber, dass Verschiedenheiten tatsächlich existieren. Betreffs einer Anzahl Arten, z. B. *Cyclops strenuus*, der im Mimers Tal, und *Chydorus sphaericus*, der im Tümpel V fehlt, habe ich oben den Grund ihres Fehlens zu erklären versucht. In anderen Fällen ist es schwer den Grund ausfindig zu machen. Das Vorkommen oder Fehlen derselben lässt sich mit den bis jetzt vorliegenden Tatsachen nicht erklären. Dies

scheint mir z. B. für die Abwesenheit der *Macrothrix arctica* in den Teichen III und IV, für die Seltenheit der *Anuræa aculeata* im Teich IV und für die Verbreitung der *Notholca*-Formen überhaupt zu gelten. Soweit was die Planktonfauna und die Crustaceen betrifft.

Geht man weiter zu der übrigen Fauna des Vegetationsgebietes, so findet man, dass ein noch grösseres Schwanken sowohl zwischen verschiedenen Lokalen als verschiedenen Zeiten herrscht. Was besonders die Zeit anbelangt, so nimmt ganz natürlich sowohl die Arten- als die Individuenzahl später im Sommer zu. Ich muss doch hinsichtlich der Fauna des Vegetationsgebietes hervorheben, dass das Bild, welches die obigen Artenlisten geben, nicht ganz korrekt sein kann, dass diese Listen nicht ohne weiteres mit einander verglichen werden können. Eine grosse Anzahl Arten kommt nämlich so spärlich (rr) vor, dass man, auch bei einer sehr genauen Durchmusterung der Proben, nicht vermeiden kann, einzelne Exemplare zu übersehen.

Dass die Listen nichtsdestoweniger im grossen und ganzen wirkliche Verschiedenheiten hervorheben, geht doch daraus deutlich hervor, dass oft ein grosser Unterschied in der Zahl der spärlich vorkommenden Arten herrscht, und noch gewisser aus den Fällen, wo einzelne Arten an einer Stelle spärlich auftreten oder nicht vorhanden sind, an einer anderen aber allgemein vorkommen. So tritt z. B. *Euchlanis dilatata* im Tümpel II allgemein auf, fehlt oder ist selten in den anderen Gewässern; *Mytilina mucronata* allgemein im Teich IV, selten im Teich III und Tümpel V, fehlt in den übrigen. Dies nur als ein paar Beispiele. Betreffs der übrigen Tierformen, Tardigraden, Nematoden u. s. w., kann man sagen, dass sie, im allgemeinen, an den verschiedenen Lokalen ziemlich gleichmässig verbreitet sind. Die kleinen Unterschiede, die aus den Listen hervorgehen, können auf der Seltenheit der Arten oder auf ungenügender Untersuchung des Materials beruhen. Die Verschiedenheiten sind mehr quantitativ als qualitativ.

Hinsichtlich der Algen bemerkt man die Armut des Planktons sowohl an Arten als an Individuen. Eine bemerkenswerte Ausnahme bildet *Volvox* in den Teichen III und IV, wo sie die überwältigende Hauptmasse des Planktons bildet. Schon bei den Fängen sieht man die Netze sich mit einer gallertartigen *Volvox*-Masse füllen, in welchen die übrigen Planktonorganismen eingebettet liegen. In der Coles Bay wie im Tümpel V fehlt *Volvox* gänzlich.

Ausser *Volvox* besteht das Phytoplankton aus einigen wenigen, nur in vereinzelter Exemplaren vorkommenden Arten der Familien *Hydrodictyaceæ*, *Desmidiaceæ*, *Prasiolaceæ* und *Bacillariaceæ*, nebst einzelnen Fadenalgen. Schon früher habe ich hervorgehoben, dass diese nicht als wirkliche Planktonalgen angesehen werden können, sondern dass ihr Auftreten im Plankton mehr zufälliger Art ist. Sie sind m. a. W. tycho-limnetische (PAVEST) Planktonorganismen. Betreffs ihres Vorkommens im



Plankton kann man eine Zunahme konstatieren, je nachdem die Vegetationsperiode fortschreitet, was ganz natürlich ist, sowohl weil die Individuenzahl überhaupt grösser wird, als weil die Faktoren, die sie zufällig in das Plankton hinaustreiben, eine längere Zeit haben wirken können.

Was die Algenflora des Vegetationsgebiets anbelangt, so zeigen die obigen Artenlisten, dass grosse Verschiedenheiten, besonders betreffs ihrer m. o. w. grossen Anzahl an den verschiedenen Lokalen, existieren. Bemerkenswerter scheint mir das zahlreiche Vorkommen einer *Peridinium*-Art im Tümpel V. In den übrigen Gewässern ist diese Art nicht beobachtet worden.



Phot. d. 22/7 1910. O. Olofsson.

Fig. 7. Flachland in der Nähe von Nordenskiöld's Gletscher mit Tümpel VI.

### Nordenskiöld's Gletscher den 21/7—22/7 und den 5/8.

Die hier untersuchten Gewässer, Tümpel VI, VII, VIII und IX und Teich X nebst der Strandlagune XI, liegen auf der flachen Landzunge, die südlich vom Gletscher Nordenskiöld's und ca. 1,5 km westlich davon in die Klaas Billen Bay hinausragt. Sie liegen in einem Abstand von einigen Zehnen bis ca. 500 m von dem Fjord entfernt auf einer Meereshöhe von einigen wenigen bis ca. 10 m. Ihre Latitude ist 78° 39' n. B. Die ungefähre Lage zeigt die Karte.

Wie Mimers Tal ist diese Gegend durch ein günstiges, kontinentales Klima und eine frühe und vollständige Schneeschmelze ausgezeichnet.

Den  $^{21}/_7$ — $^{22}/_7$  untersuchte ich die Tümpel VI, VII, VIII und IX, den  $^5/_8$  die Tümpel VIII und IX nebst dem Teich X und der Strandlagune XI.

### Tümpel VI.

Der Tümpel VI liegt in dem westlichen und südlichen Teil der Landzunge einige Dekaden Meter vom Ufer, und 2 km vom Gletscher, in ca. 10 m Meereshöhe.

Grösse: ca.  $10 \times 20$  m.

Tiefe: 10—25 cm.

Zu- und Abflüsse nicht vorhanden.

Die Ufer bestehen aus Moorboden.

Boden: Schlamm Boden, zum Teil mit Moos und *Eriophorum* bekleidet.

Die Temperatur war in freiem Wasser  $11^\circ$  C., in der Randvegetation  $10\frac{1}{2}^\circ$  C.

Die Fänge sind in der Nacht  $^{21}/_7$ — $^{22}/_7$  ausgeführt. Das Wetter war hell und ruhig.

Probe 58. — Tümpel VI d.  $^{21}/_7$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

#### Crustacea.

- r — *Macrothrix arctica*.
- + — *Eurytemora raboti*.
- r — *Cyclops crassicaudis*.

#### Rotatoria.

- rr — *Metopidia lepadella*.
- r — *Notholca foliacea*.

#### Diptera.

- rr — *Chironomus*-Larven.

#### Algen.

- r — Desmidiaceæ.
- c — Bacillariaceæ.
- + — Prasiolaceæ.
- cc — Hydrodictyaceæ.

Schlamm, Pflanzenteile, andere Algen.

Probe 59. — Tümpel VI d.  $^{21}/_7$ . In der Moosvegetation. Netz Nr. 25.

#### Crustacea.

- + — *Macrothrix arctica*.
- rr — *Chydorus sphaericus*.
- rr — *Eurytemora raboti*.
- r — *Cyclops crassicaudis*.
- + — *Marænobiotus brucei*.
- c — *Eucypris glacialis*.
- c — *Candona rectangulata*.

#### Rotatoria.

- r — *Euchlanis dilatata*.
- rr — *Euchlanis oropha*.
- r — *Notholca foliacea*.
- rr — Unbest. Art.

Turbellaria — rr.

#### Diptera.

- c — *Chironomus*-Larven.

## Algen.

rr — Peridiniaceæ.	+ — Prasiolaceæ.
r — Desmidiaceæ.	c — Hydrodictyaceæ.
cc — Bacillariaceæ.	r — Bulbochæte, etc.

Diese Fanglisten zeigen, dass der Tümpel VI von den früher beschriebenen Gewässern stark abweicht. Man kann hier nicht länger zwei verschiedene Gebiete, das Plankton- und das Vegetationsgebiet, unterscheiden, obgleich eine geringere Verschiedenheit zwischen den Proben noch vorhanden ist.

Die Ursache dieses Verhältnisses geht schon aus einer oberflächlichen Betrachtung des Tümpels deutlich hervor. Man wird da finden, dass ein vegetationsfreies Gebiet in der Tat nicht vorhanden ist. Die Moosvegetation der Ufer erstreckt sich mehr oder weniger weit am Boden in den Tümpel hinein. *Eriophorum*-Bestände etc. wachsen draussen im Wasser, und in den Teilen, die nicht von lebender Vegetation eingenommen sind, fliessen zahlreiche Moosteilchen und andere Pflanzenreste umher. Mit dieser Vegetation folgt naturgemäss die für sie charakteristische Fauna und Algenflora.

Wenn also kein tatsächlich vegetationsloses Gebiet im Tümpel VI vorhanden ist, gibt es doch ein vegetationsarmes. Es kann von Interesse sein zu untersuchen, welche Arten hier vorhanden sind, und ob sie hier zahlreicher oder seltener als unter der Vegetation vorkommen.

Man findet da, dass sämtliche Arten mit Ausnahme von *Eurytemora raboti* und einigen Algen im vegetationsarmen Gebiet nur spärlich vorkommen, und dass mehrere Arten, unter ihnen *Chydorus sphaericus*, *Marænobiotus brucei* und die Ostracoden, hier ganz fehlen. Alle diese Arten sind typische Vegetationsarten, und ihre relative Zahl in den verschiedenen Proben gibt wahrscheinlich eine ziemlich gute Vorstellung davon, inwieweit die wahre, dichte Vegetation für sie notwendig ist. So scheint es z. B., als ob *Cyclops crassicaudis* gar nicht so stark an die Vegetation gebunden ist wie *Marænobiotus brucei*. Spätere Beobachtungen werden dies bestätigen. *Eurytemora raboti* scheint aber das freie Wasser zu bevorzugen und ist wahrscheinlich als die einzige, im Tümpel VI vorkommende, wahre Planktonart anzusehen.

Man bemerkt besonders, dass *Daphnia pulex*, *Anuræa aculeata*, *Polyarthra trigla* und andere Arten, die wir früher rein planktonisch gefunden haben, hier ganz fehlen. Ihr Charakter als wahre Planktonarten wird hierdurch bestätigt. Dass die Vegetation direkt oder indirekt die Ursache hiervon ist und nicht z. B. die geringe Tiefe, geht aus einem Vergleich mit dem Tümpel V hervor.



**Macrothrix arctica.**

Kommt selten im Tümpel VI vor. Sowohl ♀ mit Subitaneiern und Embryonen in den Bruträumen als Junge und ♂ sind vorhanden. Die Weibchen gehören wahrscheinlich der ersten Generation, ♂ und Junge der aus den Subitaneiern hervorgegangenen zweiten an. Die geschlechtliche Fortpflanzung hat noch nicht begonnen.

♀, ♂ . . . . .	♀	♀	♀	♂
Länge <sup>1</sup> . . . . .	87	37	87	37
Höhe . . . . .	58	—	57	22
Länge der A. 1 . .	17	—	19	12
Sub.-eier . . . . .	6	1	5	—
Dauereier . . . . .	—	—	—	—

Die geringe Grösse des Männchens zeigt, dass es noch nicht erwachsen ist, was von der ganzen zweiten Generation überhaupt gilt.

**Chydorus sphæricus.**

Kommt selten in der Moosvegetation vor. Sowohl ♀ mit Subitaneiern und Embryonen als Junge und einzelne ♂ sind vorhanden. Sie sind lichtgefärbt, punktiert, mit schwach hervortretender Retikulierung.

Die aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangene erste Generation ist gerade mit der Produktion der zweiten Generation beschäftigt. Diese befindet sich im allgemeinen noch in den Bruträumen der Mütter, ein Teil ist frei, und ein Teil hiervon sind ♂. Die Bildung der Dauereier ist unmittelbar bevorstehend und ist in einzelnen Fällen schon eingetreten.

**Eurytemora raboti.**

Ziemlich gemein. Die Exemplare sind jung, mit 1—2-gliedrigem Abdomen. Erwachsene und Nauplien fehlen.

**Cyclops crassicaudis.**

Ist im Tümpel VI selten. Ausser erwachsenen ♀ und ♂ kommen einige beinahe erwachsene Junge vor.

Sämtliche zerlegte Exemplare sind mit Cysticercoiden versehen.

Weibchen mit Eiersäckchen, wie auch Nauplien und kleine Junge kommen nicht vor.

<sup>1</sup> Masse in  $\frac{1}{100}$  mm.

♀, ♂ . . . . .	♀	♀	♂	♂
Länge <sup>1</sup> ohne Furka	72	71	66	68
Länge der Furka .	7	7	6	6
Furkalborsten . . .	39	41	40	35

**Marænobiotus brucei.**

Kommt ziemlich gemein in der Vegetation vor. Die Exemplare sind noch nicht erwachsen. Einzelne Nauplien sind vorhanden.

**Eucypris glacialis.**

Gemein in der Vegetation. Nur Junge sind vorhanden.

**Candona rectangulata.**

Junge Tiere dieser Art kommen in der Moosvegetation gemein vor.

**Tümpel VII den 21/7.**

Der Tümpel VII ist nur einige Meter vom Tümpel VI entfernt und von diesem durch einen seichten, zum Teil überschwemmten Moorboden getrennt. Er ist mit einer dichten Vegetation von *Eriophorum*, Gräsern etc. ganz überwachsen und sehr klein — nur ca. 5×10 m. Er ist offenbar im Frühjahr mit dem Tümpel VI vereinigt gewesen und nimmt noch von diesem fließendes Wasser auf. Die *Temperatur* ist aussen im Tümpel 8½° C.

**Probe 61.** — Tümpel VII d. 21/7. Wasser und Vegetation, in Netz Nr. 25 gespült.

**Crustacea.**

rr — *Chydorus sphaericus*.

**Rotatoria.**

rr — *Diurella uncinata*.  
 rr — *Diurella obtusidens*.  
 rr — *Diaschiza gibba*.  
 rr — *Euchlanis dilatata*.  
 rr — *Monostyla lunaris*.  
 rr — *Metopidia lepadella*.  
 rr — *Colurella obtusa*.  
 rr — r — Unbest. Arten (3).

**Protozoa — r.****Nematoda — r.****Diptera.**

rr — *Chironomus*-Larven.

**Algen.**

r — *Peridiniaceæ*.  
 c — *Desmidiaceæ*.  
 cc — *Bacillariaceæ*.  
 r — *Prasiolaceæ*.  
 c — *Blaugrüne Algen*.  
 cc — *Fadenalgen*.  
 r — *Bulbochæte*, etc.

<sup>1</sup> Masse in 1/100 mm.

Während im Tümpel VI das Planktongebiet weniger scharf markiert war, finden wir hier, dass es ganz fehlt. Eine Folge hiervon ist, dass alle Arten, die wir oben als Planktonarten bezeichnet haben, auch fehlen. Eigentümlicher ist, dass auch ein Teil der typischen Vegetationsarten fehlt, unter ihnen vor allem sämtliche Crustaceen mit Ausnahme des *Chydorus sphaericus*, der aber selten ist.

Von den Rotatorien kommen viele Arten vor, die Individuenzahl ist aber klein.

Um so stärker ist die Algenflora entwickelt, sowohl betreffs des Arten- als Individuenreichtums. Vor allem dominieren die Fadenalgen und Bacillariaceen, die Fadenalgen in so hohem Grade, dass das Wasser von ihnen ganz durchweht ist. Unter den Bacillariaceen beobachtet man eine sehr gemeine, lange, stäbchenförmige Art, die in den vorhergehenden Tümpeln nicht vorhanden war.

Es ist möglich, dass diese starke Algenvegetation zur Armut der Crustaceen beigetragen oder sie sogar verursacht hat.

### *Chydorus sphaericus*.

Kommt nur selten vor. Die Seltenheit erlaubt keine sicheren Schlussfolgerungen. Es scheint jedoch, als ob die erste Generation die Fortpflanzung noch nicht begonnen hat. Sowohl ♀ mit Subitan- und Dauereiern als ♂ fehlen gänzlich.

### Der Moorboden

zwischen den Tümpeln VI und VII ist zum Teil sehr seicht, zum Teil überschwemmt. Die Wassertemperatur ist  $10\frac{1}{2}^{\circ}$  C.

**Probe 62.** — D.  $\frac{21}{7}$ . Wasser aus dem überschwemmten Moorboden, in Netz Nr. 25 gespült.

#### Crustacea.

- cc — *Marænobiotus brucei*.
- + — *Eucypris glacialis*.
- r — *Candona rectangulata*.

#### Protozoa.

- + — *Diffugia* (2).

#### Nematoda.

#### Rotatoria.

- r — Unbest. Art.

#### Algen.

- c — Desmidiaceæ.
- ccc — Bacillariaceæ.
- + — Fadenalgen, etc.

Der Moorboden ist wie der Tümpel VII durch eine sehr reichliche Algenflora ausgezeichnet, in welcher die für den Tümpel VII typische, stäbchenförmige Bacillariacee vorherrscht.



In Gegensatz zum Tümpel VII fehlen alle Rotatorien mit Ausnahme einer digononten, unbestimmbaren Art, wahrscheinlich dieselbe, die wir früher als typisch für die dichte Moosvegetation gefunden haben.

Bemerkenswert ist weiter, dass *Marænobiotus brucei* so gemein ist. Später werden wir ihn an einem anderen Lokale in eben solchem überschwemmten Moorboden, wo einige cm tiefes Wasser über dem Moos steht, sehr gemein wiederfinden.

### *Marænobiotus brucei.*

Kommt sehr gemein in der Probe 62 vor. Es sind noch keine Exemplare erwachsen. Vereinzelte Nauplien und sehr junge.

### Tümpel VIII den $^{22}/_7$ und $^5/_8$ .

Der Tümpel VIII liegt ein paar hundert Meter weiter vom Ufer entfernt als die vorhergehenden. Der Tümpel war den  $^{22}/_7$  grösstenteils ausgetrocknet. Früher hatte er ein bedeutend grösseres Gebiet umfasst. Nur zwei kleine Partien, die durch eine ein paar cm tiefe Verbindung mit einander verbunden sind, sind noch übrig.

Die Tiefe wechselt von einigen cm bis 1—2 dm.

Boden: Schlamm Boden.

Die Ufer sind zum Teil mit einer Randvegetation von Moos bekleidet, bestehen aber zum Teil aus dem ausgetrockneten Schlamm Boden.

Die Temperatur war in freiem Wasser  $8^{\circ}$  C., in der Randvegetation  $7\frac{1}{2}^{\circ}$  C.

Probe 63. — Tümpel VIII d.  $^{22}/_7$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

### Crustacea.

- cc — *Daphnia pulex*.
- rr — *Macrothrix arctica*.
- r — *Chydorus sphaericus*.
- c — *Eurytemora raboti*.

### Rotatoria.

- rr — *Mytilina brevispina*.
- rr — *Notholca foliacea*.

### Algen.

- rr — Peridiniaceæ.
- r — Desmidiaceæ.
- + — Bacillariaceæ.
- r — Prasiolaceæ.
- c — Hydrodictyaceæ etc.

**Probe 64.** — Tümpel VIII d.  $^{22}/_7$ . In der Randvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- r — *Macrothrix arctica*.
- c — *Chydorus sphaericus*.
- + — *Eurytemora raboti*.
- r — *Cyclops crassicaudis*.
- + — *Marænobiotus brucei*.
- + — *Eucypris glacialis*.
- + — *Candona rectangularata*.

Rotatoria.

- rr — *Notholca foliacea*.
- rr — Unbest. Art.

Tardigrada — rr.

Diptera.

- + — *Chironomus*-Larven.

Algen.

- rr — Peridiniaceæ.
- + — Desmidiaceæ.
- cc — Bacillariaceæ.
- r — Prasiolaceæ.
- c — Hydrodictyaceæ.
- + — Blaugrüne Algen.
- r — Fadenalgen, etc.

**Probe 158.** — Tümpel VIII d.  $^{5}/_8$ . Im freien Wasser in der Nähe der Randvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- Daphnia pulex*.
- Chydorus sphaericus*.
- Eurytemora raboti*.
- Cyclops crassicaudis*.
- Marænobiotus brucei*.

Rotatoria.

- Mytilina brevispina*.
- Notholca foliacea*.

Nematoda.

Algen.

- Bacillariaceæ.
- Hydrodictyaceæ.
- Schlamm, etc.

Da diese Probe im Grenzgebiet zwischen dem Planktongebiet und der Vegetation genommen ist, ist sie nicht geeignet, um die relative Anzahl der verschiedenen Formen kennen zu lernen. Solche Angaben sind darum nicht aufgenommen. Ich habe die Probe in dieser Weise genommen, weil die Daphnien gerade dicht ausserhalb der Randvegetation so allgemein waren.

**Probe 159.** — Tümpel VIII d.  $^{5}/_8$ . In der Randvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- + — *Daphnia pulex* (nur Ephippien).
- r — *Macrothrix arctica*.
- c — *Chydorus sphaericus*.
- + — *Cyclops crassicaudis*.
- cc — *Marænobiotus brucei*.
- r — *Eucypris glacialis*.
- rr — *Candona rectangularata*.

## Rotatoria.

- rr — *Mytilina mucronata*.  
 r — Unbest. Arten (2).

Protozoa — rr.

Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

## Algen.

- rr — Peridiniaceæ.  
 + — Desmidiaceæ.  
 r — Bacillariaceæ.  
 rr — Blaugrüne Algen.  
 + — Sporenstadien, etc.

In Tümpel VIII kann man wie vorher ein Plankton- und ein Vegetationsgebiet unterscheiden. Das erstere ist nur durch zwei typische Planktonarten, *Daphnia pulex* und *Eurytemora raboti*, nebst einigen seltenen oder vereinzelt Vegetationsarten ausgezeichnet.

Diese Mischung mit Vegetationsformen ist betreffs der Algenflora noch mehr in die Augen fallend. Man bemerkt besonders, dass *Pediastrum* so gemein ist. Diese Art ist jedoch wahrscheinlich zu diesen beiden Gebieten zu rechnen.

Die Mischung hängt ohne Zweifel mit der Austrocknung zusammen, vor allem dadurch, dass die über ein grösseres Gebiet zerstreuten, vereinzelt Vegetationsarten durch die Trockenlegung zusammengeführt worden sind, weshalb sie in den Proben allgemeiner auftreten müssen.

Die Fanglisten zeigen jedoch, dass das Plankton- und das Vegetationsgebiet nichtsdestoweniger ziemlich gut zu unterscheiden sind.

**Daphnia pulex.**

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 63</b>						
207	$\frac{37}{170}$	136	20	12	5	Mit Ephippium
207	$\frac{37}{170}$	133	20	15	5	» » »
197	$\frac{37}{160}$	133	17	12	4	Ohne Ephippium u. Eier
197	$\frac{37}{160}$	116	17	12	3	Mit Eph.
—	—	—	—	—	—	
85	$\frac{20}{68}$	42	37	7	1	Juv.
78	$\frac{20}{68}$	41	41	6	1,5	»
78	$\frac{20}{68}$	32	37	6	1	»



Ad., eph., juv. . . . .	Eph.	Ad.
Stacheln d. Abd. . . . .	15	11
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . . .	6	6
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . . .	11	11
A. II 4 . . . . .	42	42
A. II 3 . . . . .	50	49
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk	31	30
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	26	25
Ovarium . . . . .	—	Drkgr.
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	18	21

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 155</b>						
224	$\frac{4.4}{150}$	—	—	—	—	Mit Eph.
221	—	—	14	—	—	» »
221	$\frac{4.4}{177}$	139	15	15	5	» »
214	$\frac{3.7}{177}$	133	15	12	4,5	» »
207	$\frac{4.0}{167}$	129	10	12	4,5	Eph. abg.
—	—	—	—	—	—	—
179	$\frac{3.2}{147}$	102	27	9	4	Juv.
172	$\frac{3.2}{140}$	95	25	10	4,5	»
168	$\frac{3.2}{136}$	93	32	10	4	»

Ad., Eph., juv. . . . .	Eph.	—
Stacheln d. Abd. . . . .	13	15
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . . .	6	5
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . . .	4	8
A. II 4 . . . . .	46	46
A. II 3 . . . . .	54	53
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk . .	32	32
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	28	28
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	20	22

Die Daphnien des Tümpels VIII sind teils erwachsene, meistens dunkelgefärbte Exemplare mit kurzer Spina, teils eben freigewordene Junge mit noch ventralgebogener Spina oder nur unbedeutend ältere Junge. Übergänge zwischen diesen gut verschiedenen Altersgruppen fehlen ganz.

Die erwachsenen Individuen stimmen sowohl betreffs des Entwicklungsstadiums als der äusseren Morphologie unter einander vollkommen überein. Sie sind alle im Begriff, von Subitan- zu Dauereierbildung überzugehen. Grösstenteils ist die aus den Subitaneiern hervorgegangene Brut abgeliefert und die Epphippienbildung noch nicht eingetreten. Eine kleine Anzahl tragen noch Embryonen in den Bruträumen. Vereinzelte Exemplare haben gerade Epphippien gebildet.

Betreffs der äusseren Morphologie variieren sie sehr unbedeutend. So wechselt z. B.  $T=197-207$ ,  $R=3-5$  u. s. w.

Wir haben hier ersichtlich mit einer ungewöhnlich einheitlichen, ersten Generation zu tun, die so gut wie gleichzeitig im Frühjahr aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangen ist. Infolge dieser Gleichzeitigkeit sehen wir auch, dass die Länge der Spina ganz unbedeutend variiert,  $S=17-20$ .

Diese Daphnien sind durch folgende Merkmale ausgezeichnet:

Rostrum kurz; Nebenaugen deutlich; Augen gerundet, mit der Längsachse der Längsrichtung des Körpers parallel. Lichtbrechende Partien zahlreich. Schale deutlich retikuliert.

Die Bewaffnung des Abdomens etc. ist normal. Die erste Borste des 3-gliedrigen Astes von A. 2 bis zum Gelenk ungewöhnlich lang in Verhältnis zu den äusseren Gliedern desselben Astes. Siehe im übrigen die Tabelle!

Die Jungen sind auch bemerkenswert gleichzeitig und unter einander gleich. Die Ursache hiervon ist natürlich in der grossen Gleichzeitigkeit der ersten Generation zu suchen. Eine Folge hiervon ist die geringe Variation der Spinallänge,  $S=37-41$ . Diese Jungen bilden die zweite Generation.

Worin ist aber die Ursache der grossen Gleichzeitigkeit, vor allem der ersten Generation, zu suchen?

Bei der Beantwortung dieser Frage dürfte es von Interesse sein zu untersuchen, ob wir eine solche grosse Gleichzeitigkeit der Daphnien früher angetroffen haben. Man findet da, dass im Tümpel V sowohl die erste als die zweite Generation unter einander besonders gleichförmig sind.

Untersucht man nun, welche gemeinsamen Merkmale diese Tümpel kennzeichnen, so bemerkt man sogleich, dass sich beide in Austrocknung befinden. Sie umfassen mit anderen Worten ein bedeutend kleineres Gebiet als früher im Jahre. Ich halte es für wahrscheinlich, dass die Ursache der gleichzeitigen Entwicklung gerade hierin zu suchen ist. Ich denke mir dabei den Verlauf wie folgt.

Nachdem die Epphippien abgeworfen sind, treiben sie gegen das Ufer und sammeln sich hier entweder unmittelbar auf diesem liegend oder der Moosvegetation anhaftend. Diese beiden Fälle habe ich mehrmals Gelegenheit gehabt zu sehen. Wenn die Wassermenge später zunimmt,

wird der grösste Teil der Ehippien sich schliesslich vor allem in der Moosvegetation des endgültigen Ufers ansammeln. Dieses Verhältnis finden wir im Frühling, bei Beginn der Entwicklung.

Nachdem im Frühjahr eine Anzahl der Daphnien aus den Dauereiern hervorgegangen ist, beginnt der Tümpel auszutrocknen. Hierbei werden alle Dauereier (Ehippien), die noch nicht zu freien Tieren entwickelt sind, in der jetzt trockengelegten Randvegetation zurückgelassen, ohne eine Möglichkeit sich zu entwickeln. Die Folge hiervon ist, dass die Daphnien eines solchen Tümpels nur den am frühesten entwickelten Teil der theoretisch möglichen Daphnien repräsentieren. Wir sehen auch, dass diese Daphnien mit ihrer geringen Grösse, kurzen Spina u. s. w. eben die Merkmale, die diese kennzeichnen, haben.

Die Einheitlichkeit der Daphnien eines austrocknenden Tümpels ist also dadurch bedingt, dass die Entwicklung der Dauereier nur während der kurzen Zeit, wo Hochwasser im Frühjahr vorhanden ist, fortgehen kann.

Den  $\frac{5}{8}$ s.

Der Unterschied zwischen der ersten und zweiten Generation ist noch sehr deutlich.

Die erste Generation besteht zum grössten Teil aus Tieren mit Ehippien oder in dem Stadium, das auf das Abwerfen des Ehippiums folgt. Sie sind ein wenig grösser als den  $\frac{22}{7}$ ,  $T = 207-224$ , und sind mit ein wenig kürzeren Spinen versehen,  $S = 10-15$ . Im übrigen stimmen sie mit den vorigen überein.

Einige Tiere haben einen deutlichen Absatz in der Bewaffnung des Abdomens. Siehe die Figur 20, Kap. III, *D. pulex*!

Die zweite Generation hat seit dem  $\frac{22}{7}$  an Grösse zugenommen. Wie bei der ersten hat die Spinalänge sich verringert. In den Ovarien ist keine bestimmte Eibildung zu beobachten.

### Macrothrix arctica.

Kommt den  $\frac{22}{7}$  in der Randvegetation ziemlich gemein vor. Die Tiere sind teils erwachsene ♀ der ersten Generation, die im allgemeinen Embryonen in den Bruträumen tragen, teils junge ♀ und ♂ der zweiten Generation. Die Masse einiger Tiere sind ( $\frac{1}{100}$  mm):



♀, ♂ . . . . .	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♂	♂
Länge . . . . .	89	89	88	88	87	86	49	47
Höhe . . . . .	63	59	60	59	57	—	—	—
Länge d. A. 1 . . . . .	—	18	18,5	19	17	—	—	—
Sub.-eier . . . . .	7 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>	6 <sup>1</sup>	7 <sup>1</sup>	2 <sup>1</sup>	2 <sup>1</sup>	—	—
Dauereier . . . . .	—	—	—	—	—	—	—	—

Da die Männchen zum Teil erwachsen sind und die Bildung der Subitaneier zum Teil abgeschlossen ist, ist die geschlechtliche Fortpflanzung und die Bildung der Dauereier unmittelbar bevorstehend.

Den  $\frac{5}{8}$  gibt es nur einige wenige Individuen der *Macrothrix arctica*. Ich habe nur drei ♀, von denen zwei Dauereier trugen, beobachtet. Ihre Masse sind:

♀, ♂ . . . . .	♀	♀	♀
Länge . . . . .	94	63	63
Höhe . . . . .	—	—	41
Länge d. A. 1 . . . . .	—	15	13
Sub.-eier . . . . .	—	—	—
Dauereier . . . . .	—	2	2

Die zwei letzten Exemplare gehören der zweiten Generation an. Im übrigen ist zu beachten, dass das erste Exemplar, das deutlich ein ♀ der ersten Generation ist, nicht mit Dauereiern versehen ist.

### **Chydorus sphæricus.**

Kommt gemein in der Vegetation vor. Den  $\frac{22}{7}$  ist die Entwicklung so weit fortgeschritten, dass die erste Generation im Begriff steht, die Bildung der Subitaneier (der zweiten Generation) abzuschliessen. Die geschlechtliche Fortpflanzung mit der Bildung der Dauereier hat in einzelnen Fällen begonnen.

Die erste Generation besteht aus ♀ mit einer Mittellänge von 0,38 mm. Einige Tiere tragen Embryonen in den Bruträumen, die meisten haben sie schon abgeworfen, vereinzelte tragen Dauereier.

Die zweite Generation besteht aus ♀ und ♂. Bislang sind nur vereinzelte Tiere, wahrscheinlich nur einige ♂, erwachsen.

Den  $\frac{5}{8}$  ist die geschlechtliche Fortpflanzung der beiden Generationen in vollem Gange. Unter den ♀ hat ungefähr die Hälfte Dauereier.

<sup>1</sup> = Embryonen.

Bei den übrigen fehlen Eier. ♀ und ♂ sind beinahe gleich gemein. Die grössten ♀ sind bis 0,43 mm. Die Länge der ♂ wechselt zwischen 0,31—0,33 mm.

### **Eurytemora raboti.**

Kommt gemein im Plankton vor. Den  $^{22}/_7$  sind keine erwachsene Tiere vorhanden. Nauplien fehlen auch. Alle Tiere sind Junge mit 2—3-gliedrigem Abdomen.

Den  $^{5}/_8$  sind aber alle Tiere erwachsen. ♂ bedeutend gemeiner als ♀. Keine Tiere tragen Eiersäckchen oder Spermatophoren. Die Fortpflanzung hat also noch nicht angefangen.

### **Cyclops crassicaudis.**

Kommt selten vor. Den  $^{22}/_7$  gibt es nur erwachsene Tiere, sowohl ♀ als ♂. Ein ♀ mit Eiersäckchen — ca. 12 Eier in jedem — habe ich beobachtet. Die Masse einiger Exemplare sind ( $^{1}/_{100}$  mm):

♀, ♂ . . . . .	♀	♀	♂	♂
Länge ohne Furka . .	77	76	68	76
Länge der Furka . . .	8,5	—	7	7,5
Furkalborsten . . . .	41	—	40	41

Den  $^{5}/_8$  fehlen sowohl erwachsene als Nauplien. Nur ziemlich entwickelte Junge sind vorhanden. Ihre Länge beträgt höchstens 0,67 mm.

### **Marænobiotus brucei.**

Ziemlich gemein. Den  $^{22}/_7$  kommen nur noch nicht völlig erwachsene Junge vor.

Den  $^{5}/_8$  gibt es nur erwachsene Tiere. Sowohl ♀ als ♂ sind allgemein. Die ♂ haben Spermatophoren im Körper. Die ♀ haben die Ovarien mit einer, bisweilen in Eier abgeteilten, Eimasse angefüllt. Die Länge einiger Tiere ist ( $^{1}/_{100}$  mm):

♀, ♂ . . . . .	♀	♂	♂
Länge mit Furka . . .	60	41	32
Furkalborsten . . . . .	—	18	16,5

**Eucypris glacialis.**

Den  $^{22}/_7$  sind nur Junge, den  $^5/_8$  nur erwachsene ♀ mit oder ohne Eier in der Vegetation vorhanden.

**Candona rectangulata.**

Den  $^{22}/_7$  kommen nur Junge, den  $^5/_8$  nur erwachsene ♀ mit oder ohne Eier in der Randvegetation vor.

**Tümpel IX** den  $^{22}/_7$  und  $^5/_8$ .

Tümpel IX liegt in der Nähe des Tümpels VIII und ist wie dieser der zurückgebliebene Rest eines grösseren Gewässers, das jetzt grösstenteils trockengelegt ist. Den  $^{22}/_7$  waren

*Grösse:* ca.  $10 \times 15$  m.

*Tiefe:* 10—20 cm.

*Boden:* Schlammboden.

Die *Ufer* bestehen zum Teil aus Moosvegetation, zum Teil aus trockengelegtem Schlammboden.

Die *Temperatur* in freiem Wasser war  $6\frac{1}{2}^{\circ}$  C.

**Probe 68.** — Tümpel IX d.  $^{22}/_7$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

**Crustacea.**

cc — *Daphnia pulex*.

r — *Chydorus sphaericus*.

+ — *Eurytemora raboti*.

**Turbellaria.****Diptera.**

r — *Chironomus*-Larven.

**Algen.****Rotatoria.**

rr — *Mytilina mucronata*.

rr — *Notholca foliacea*.

+ — *Bacillariaceae*.

r — *Hydrodictyceae*.

**Probe 69.** — Tümpel IX d.  $^{22}/_7$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

**Crustacea.**

r — *Macrothrix arctica*.

c — *Chydorus sphaericus*.

r — *Eurytemora raboti*.

rr — *Cyclops crassicaudis*.

rr — *Marænobiotus brucei*.

rr — *Eucypris glacialis*.

rr — *Candona rectangulata*.

**Rotatoria.**

rr — *Diurella bidens*.

rr — *Metopidia lepadella*.

rr — *Notholca foliacea*.

rr — Unbest. Art.



Tardigrada — rr.

Algen.

Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.

+ — Desmidiaceæ.

cc — Bacillariaceæ.

r — Hydrodictyaceæ.

rr — *Bulbochæte*, etc.

Die Verteilung der Fauna des Tümpels IX gestattet wie gewöhnlich eine Teilung in zwei Gebiete und hat nichts Bemerkenswertes aufzuweisen.

Den  $\frac{5}{8}$ 

ist die Austrocknung noch weiter fortgeschritten. Es ist jedoch nach wie vor ein Bassin mit 10—15 cm tiefem Wasser übrig. Die Temperatur in freiem Wasser ist  $9\frac{1}{4}^{\circ}$  C.

**Probe 153.** — Tümpel IX d.  $\frac{5}{8}$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

Crustacea.

Diptera.

cc — *Daphnia pulex*.

+ — Larven.

+ — *Chydorus sphaericus*.r — *Eurytemora raboti*.

Algen.

r — Desmidiaceæ.

Rotatoria.

r — Bacillariaceæ.

rr — *Notholca foliacea*.

**Probe 154.** — Tümpel IX d.  $\frac{5}{8}$ . In der Randvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.

Algen.

+ — *Daphnia pulex*.

+ — Bacillariaceæ.

r — *Macrothrix arctica*.

r — Hydrodictyaceæ.

cc — *Chydorus sphaericus*.

r — Blaugrüne Algen, etc.

r — *Eurytemora raboti*.rr — *Cyclops crassicaudis*.rr — *Eucypris glacialis*.rr — *Candona rectangulata*.

**Daphnia pulex.**

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 68</b>						
219	$\frac{4.2}{1.47}$	139	17	12	5	Mit Eph.
201	$\frac{3.7}{1.64}$	126	15	12	5	Mit Eph.
201	$\frac{4.1}{1.60}$	109	17	13	4	Ohne Eph.
187	$\frac{3.7}{1.50}$	116	17	15	5	Ohne Eph.

Ad., eph., juv. . . . .	Eph.	Eph.	Ad.	Ad.
Stacheln d. Abd. . . . .	13	14	15	18
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . .	6	5	—	—
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . .	6	7	—	—
A. II 4 . . . . .	44	—	—	—
A. II 3 . . . . .	51	—	—	—
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk	29	—	—	—
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . .	26	—	—	—
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	22	—	—	—

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 153</b>						
235	$\frac{4.8}{1.87}$	—	—	—	—	
231	$\frac{4.7}{1.84}$	150	17 (10)	15	6	Eph. abg.
224	$\frac{4.4}{1.80}$	139	20 (14)	18	6	Eph. abg.
221	$\frac{4.4}{1.77}$	—	—	—	—	
221	$\frac{4.4}{1.77}$	—	—	—	—	
218	$\frac{4.5}{1.73}$	—	—	—	—	

Ad., eph., juv. . . . .	Eph.	Eph. abg.
Stacheln d. Abd. . . . .	16	16
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . . .	5	6
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . . .	6	6
A. II 4 . . . . .	51	51
A. II 3 . . . . .	58	59
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk	33	33
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	30	31
Ovarium . . . . .	Drkgr.	—
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	22	22

<sup>22</sup>/<sub>7</sub>.

Die Daphnien des Tümpels IX sind dadurch gekennzeichnet, dass alle Tiere erwachsen und betreffs der äusseren Merkmale, der Entwicklungsstufe u. s. w. so übereinstimmend sind, dass sie ganz sicher als einer und derselben Generation angehörend anzusehen sind. Diese Generation, die nur die erste sein kann, ist sehr einheitlich und durch grosse Gleichzeitigkeit ausgezeichnet. Eine Folge hiervon ist, dass die Spinallänge sehr unbedeutend variiert,  $S = 15-17$ .

Betreffs der grossen Gleichzeitigkeit der verschiedenen Tiere stimmt der Tümpel IX mit den Tümpeln V und VIII überein. Wie jene hat auch der Tümpel IX eine starke Austrocknung erlitten, was noch mehr für den Zusammenhang zwischen der Austrocknung und der Einheitlichkeit der ersten Generation spricht.

Ungefähr die Hälfte dieser Generation, die wie gewöhnlich aus ♀ besteht, ist ephippientragend. Bei der anderen Hälfte fehlen Eier in den Bruträumen, die Ovarien zeigen aber, dass Ephippien- und Dauereierbildung bevorstehend ist.

Tiere mit Subitaneiern oder Embryonen fehlen ganz, wie auch alle jungen, freien Individuen.

Es gibt also keine zweite Generation, und die Bildung einer solchen steht nicht zu erwarten.

Es ist jetzt entweder möglich, dass die erste Generation wie gewöhnlich eine zweite, oder dass sie unmittelbar Dauereier gebildet hat.

Wir wollen zunächst annehmen, dass eine zweite Generation wirklich existiert hat, dass sie aber durch irgendwelche Ursache, z. B. Konkurrenz mit der ersten Generation, während eines durch Austrocknung und Überbevölkerung innerhalb eines kleinen Gebietes hervorgerufenen Nahrungsmangels untergegangen ist. Obgleich es a priori als sehr unwahrscheinlich anzusehen ist, dass ein eventueller Nahrungsmangel die zweite Generation ganz vernichtet hat, während eine sehr zahlreiche erste Generation weiterleben kann, muss dies jedoch als theoretisch möglich angesehen werden. Wenn dem aber auch so wäre, müssten doch einige Tiere der ersten Generation, die noch nicht Dauereier gebildet haben, mit mehr oder weniger entwickelten Embryonen in den Bruträumen versehen sein. Einige gerade freigewordene Junge müssten auch vorhanden sein. In einigen vorhergehenden Fällen haben wir nämlich beobachten können, dass die Bildung der zweiten Generation der Dauereierbildung unmittelbar vorausgeht (Tümpel V und VIII). Dass keine Tiere der zweiten Generation in irgendwelchem Stadium vorhanden sind, zeigt mit voller Gewissheit, dass eine zweite Generation niemals existiert hat. Eine Subitaneierbildung hat mit anderen Worten niemals stattgefunden.

Die aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangene erste Generation hat also ohne vorhergehende Subitaneierbildung unmittelbar Dauereier und Ephippien gebildet.



Dieses Verhältnis bildet eine neue Stütze dafür, dass ♂ für die Dauereierbildung und den Übergang der Dauereier in die Bruträume nicht erforderlich sind, eine Sache, die ich schon mit anderen Gründen bewiesen habe.

Welche Ursache besteht aber für diese unmittelbare Bildung der Dauereier?

Zunächst muss ich hervorheben, dass ich die Verschiedenheiten in dem Entwicklungsverlauf und der Biologie der Daphnien in verschiedenen Gewässern als Resultate der in jedem einzelnen Falle herrschenden äusseren Verhältnisse ansehe. Ich betrachte also nicht die verschiedenen Daphnienpopulationen als selbständige Rassen (Biotypen) mit erblich fixierten, vom zufälligen Wechsel der äusseren Verhältnisse unabhängigen, biologischen Eigenschaften.

Erst wenn die Resultate aus allen Gewässern vorliegen, scheint es mir geeignet auf diese Sache näher einzugehen. Hier will ich nur untersuchen, inwieweit eine Erklärung des Verlaufes der Fortpflanzung mit Hilfe der äusseren Verhältnisse möglich ist.

Wir haben schon gesehen, dass grosse Übereinstimmungen zwischen diesen Daphnien und den Daphnien der Tümpel V und VIII vorhanden sind. Eine weitere Ähnlichkeit ist, dass bei allen diesen Daphnien die Fortpflanzung so früh eingetreten ist. Die direkte oder indirekte Ursache davon ist ohne Zweifel die Austrocknung, die sicherlich Dauereierbildung veranlassende Verhältnisse hervorruft. Welches diese Verhältnisse sein können, darauf gehe ich vorläufig nicht ein. Es ist aber klar, dass sie in verschiedenen Gewässern zu verschiedenen Zeiten auftreten und folglich ihren Einfluss auf die Daphnien während verschiedener Entwicklungsstufen ausüben können. Wenn die Austrocknung, erst nachdem die Subitaneier gebildet sind, einwirkt, wird der Verlauf normal oder die Dauereierbildung höchstens beschleunigt. Wirkt die Austrocknung aber schon während der Zeit, wo die Ovarien noch indifferent sind, ein, so gehen die Daphnien unmittelbar zur Dauereierbildung über.

Sehen wir nun zu, ob man irgendwelche Ursache für einen in diese Richtung gehenden Unterschied zwischen den oben verglichenen Tümpeln vermuten kann.

Wir finden da, dass der Tümpel V von den beiden anderen dadurch abweicht, dass er innerhalb seiner Maximalgrenze ein scharf begrenztes Bassin mit gut markierten Ufern hat. Nachdem das Wasser bei Beginn der Austrocknung sich von dem überschwemmten Moorboden zurückgezogen hat, bleibt also ein Gebiet zurück, das trotz fortschreitender Austrocknung ziemlich lange den Daphnien im grossen und ganzen unveränderte und günstige Verhältnisse darbieten kann. Die Folge hiervon ist, dass Subitaneier wie gewöhnlich gebildet werden. Bevor diese Subitaneierbildung abgeschlossen ist, ist die Austrocknung so weit

fortgeschritten, dass auch das gut begrenzte Bassin angefangen hat sein Gebiet zu vermindern, seichter zu werden und auszutrocknen. Als eine Folge hiervon tritt ein sehr schneller Übergang zur Dauereierbildung ein.

Die Tümpel VIII und IX besitzen dagegen nur an ihrer Maximalgrenze schwach markierte Ufer. Sobald diese Ufer ganz oder teilweise trockengelegt worden sind, ist nur seichtes Wasser über das ganz Gebiet hin vorhanden. Die Austrocknung wirkt also ununterbrochen während einer längeren Zeit und beginnt auch früher als in den vorhergehenden Fällen. Die Folge ist, dass Subitaneier niemals gebildet werden, sondern die Daphnien gehen unmittelbar zur Dauereierbildung über (Tümpel IX). Oder auch haben einige Tiere Zeit, Subitaneier zu bilden, um darauf rasch zu Dauereierbildung überzugehen, während andere unmittelbar Dauereier bilden. Dies ist wahrscheinlich der Fall im Tümpel VIII, der durch eine sehr geringe zweite Generation gekennzeichnet ist. Es ist aber nicht möglich, mit Sicherheit zu entscheiden, ob alle ♀ der ersten Generation in diesem Tümpel Subitaneier gebildet haben. Die kleine Anzahl der zweiten Generation spricht dagegen.

Die Daphnien des Tümpels IX sind durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

Rostrum kurz, Nebenaugen deutlich, die Längsrichtung des Auges senkrecht zu der des Körpers. Zahlreiche lichtbrechende Partien.

Abdominalbewaffnung normal. Die Längenverhältnisse zwischen Borsten u. s. w. in A. 2 stimmen mit den vorhergehenden (mit Ausnahme der Daphnien aus der Coles Bay) überein.

Den  $\frac{5}{8}$

tragen alle Tiere Ephippien oder befinden sich im Stadium zwischen dem ersten und zweiten Ephippium. Sie sind durchgehends grösser als den  $\frac{22}{7}$ , woraus hervorgeht, dass ein Zuwachs im Zusammenhang mit dem Schalenwechsel bei der Ephippienbildung stattgefunden hat.

Die Spina ist ungefähr von derselben Länge oder ein wenig kürzer als zwei Wochen früher. Bei bevorstehendem Schalenwechsel kann man sehen, dass die neue Spina bedeutend kürzer ist als die alte.

In der Bewaffnung des Abdomens sieht man zuweilen eine Unterbrechung, ein Verhältnis, das wir bereits früher (S. 247) angetroffen haben und als auf durch Organismen verursachter Schädigung beruhend ansahen.

Das Schema Typ. 4, Kap. III, *D. pulex*, veranschaulicht den sehr einfachen Entwicklungsverlauf.

### **Macrothrix arctica.**

Kommt selten in der Moosvegetation vor.

Den  $\frac{22}{7}$  sind teils ♀ mit Subitaneiern und Embryonen, teils Junge

vorhanden. Sie repräsentieren resp. die erste und die zweite Generation. Die erste befindet sich eben in Subitaneierbildung. Die zweite ist im allgemeinen noch als Subitaneier oder Embryonen in den Bruträumen, seltener als freie Junge vorhanden.

Die Masse einiger ♀ der ersten Generation betragen ( $1/100$  mm.):

Länge . . . . .	101	87	84	80
Höhe . . . . .	64	57	—	47
Länge d. A. 1 . . . .	20	—	—	17,5
Zahl d. Sub.-eier . . .	10	6	5 <sup>1</sup>	3

Den  $5/8$  kommt *Macrothrix arctica* noch seltener vor. ♀ mit Dauereiern nebst ♂ und Jungen sind beobachtet worden.

Die Masse einiger Exemplare sind:

♀, ♂ . . . . .	♀	♂	♂
Länge . . . . .	63	49	45
Höhe . . . . .	44	—	—
Länge d. A. 1 . . . . .	13,5	—	14
Dauereier . . . . .	1	—	—

Das ♀ in der Tabelle gehört offenbar wie die zwei ♂ der zweiten Generation an. Tiere, die als der ersten Generation angehörend anzusehen sind, fehlen ganz.

### *Chydorus sphæricus.*

Kommt gemein in der Randvegetation vor. Ausser ♀ mit Subitaneiern und Embryonen sind vereinzelte ♀ mit Dauereiern nebst ♂ und zahlreichen jungen Tieren vorhanden.

Die erste Generation steht im Begriff oder hat schon die Subitaneierbildung beendet und hat in einzelnen Fällen Dauereier gebildet. Die zweite Generation hat nur selten erwachsenes Stadium erreicht (♂).

Die Mittellänge der ♀ der ersten Generation ist 0,40 mm.

Den  $5/8$  ist die Individuenzahl noch grösser. ♀ sind viel zahlreicher als ♂. Sie tragen meistens Dauereier. Es sind keine ♀ mit Subitaneiern oder Embryonen vorhanden. Die geschlechtliche Fortpflanzung der beiden Generationen ist eben im besten Gange.

<sup>1</sup> = Embryonen.



**Eurytemora raboti.**

Ziemlich gemein. Den  $^{22}/_7$  gibt es nur junge Exemplare mit im allgemeinen 3-gliedrigem Abdomen. Sowohl Erwachsene als Nauplien und kleine Junge fehlen ganz.

Den  $^{5}/_8$  kommen aber nur Erwachsene, sowohl ♀ als ♂, vor. Keine ♀ tragen Eiersäckchen oder angeheftete Spermatophoren, was beweist, dass die Fortpflanzung noch nicht begonnen ist.

**Cyclops crassicaudis und Marænobiotus brucei**

sind so selten (rr—fehlen), dass man nichts Sicheres von ihnen sagen kann. Es scheint jedoch, als wenn der Tümpel IX betreffs dieser Arten mit dem Tümpel VIII übereinstimmt. So ist z. B. ein erwachsenes ♂ von *Cyclops crassicaudis* am  $^{22}/_7$  beobachtet.

**Eucypris glacialis.**

Den  $^{22}/_7$  habe ich einige wenige Junge in der Randvegetation beobachtet, den  $^{5}/_8$  vereinzelte erwachsene ♀ mit Eiern.

**Candona rectangularata.**

Tritt gleichfalls sehr selten in denselben Stadien wie die vorige Art an den verschiedenen Daten auf.

**Teich X den  $^{5}/_8$ .**

Der Teich X ist bedeutend grösser als die vorhergehenden Tümpel. Er ist wie diese einige Hunderte Meter einwärts vom Fjordufer auf derselben flachen Landzunge gelegen.

*Grösse:* ca.  $100 \times 200$  m.

*Tiefe:* einige Meter vom Ufer 20—30 cm. Weiter hinaus nur wenig tiefer.

*Zu- und Abflüsse* fehlen.

Der *Boden* ist in der Nähe der Ufer teils Schlammboden, teils Steinboden. Weiter hinaus Schlammboden.

Die *Ufer* bestehen teils aus Moosvegetation, teils aus kleinen Steinen.

Die *Temperatur* des freien Wassers ist  $10^{3}/_4^{\circ}$ — $11^{1}/_2^{\circ}$  C. Etwas verschieden an verschiedenen Stellen.

**Probe 161.** — Teich X d.  $\frac{5}{8}$ . Im freien Wasser ausserhalb des Steinufers, über Steinboden. Tiefe 20–25 cm. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- cc — *Daphnia pulex*.
- rr — *Macrothrix arctica*.
- + — *Chydorus sphaericus*.
- cc — *Eurytemora raboti*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.

## Protozoa — cc.

## Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

## Algen.

- ccc — *Volvox*.
- r — *Pediastrum*.
- + — Fadenalgen etc.

**Probe 163.** — Teich X d.  $\frac{5}{8}$ . Im freien Wasser ausserhalb des Moosufers, über Schlamm Boden. Tiefe 25–30 cm. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- r — *Daphnia pulex*.
- r — *Macrothrix arctica*.
- r — *Chydorus sphaericus*.
- c — *Eurytemora raboti*.
- c — *Cyclops crassicaudis*.

## Protozoa — cc.

## Diptera.

- c — *Chironomus*-Larven.

## Algen.

- ccc — *Volvox*.
- r — Fadenalgen.
- r — Sporenstadien etc.

## Rotatoria.

- rr — *Polyarthra trigla*.
- rr — *Monostyla cornuta*.

**Probe 164.** — Teich X d.  $\frac{5}{8}$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- cc — *Daphnia pulex* (Ephip-  
pien u. Schalenteile).
- rr — *Macrothrix arctica*.
- + — *Chydorus sphaericus*.
- r — *Eurytemora raboti*.
- r — *Cyclops crassicaudis*.

## Protozoa — c.

## Nematoda — rr.

## Algen.

- r — Bacillariaceæ.
- r — *Pediastrum*.
- + — Fadenalgen, Sporensta-  
dien etc.

## Rotatoria.

- rr — *Euchlanis dilatata*.
- rr — *Monostyla lunaris*.
- rr — *Notholca foliacea*.
- + — Unbest. Arten (2).

Diese Fanglisten zeigen, dass der Unterschied zwischen Plankton- und Vegetationsgebieten nicht so scharf wie z. B. in den Teichen III und IV ist. Die Arten, die wir früher hauptsächlich in dem Vegetationsgebiet gefunden haben, finden sich hier auch im Planktongebiet, ja kommen sogar im Planktongebiete gemeiner vor. Dies gilt z. B. von *Cyclops crassicaudis* in der Probe 163.

Das Planktongebiet ist jedoch dadurch gekennzeichnet, dass die wahren Planktonarten, *Daphnia*, *Eurytemora* und *Polyarthra*, und unter den Algen *Volvox*, nur dort vorhanden sind, und dadurch, dass einige Vegetationsarten ganz fehlen.

Es kann vielleicht unbefugt erscheinen, für solche Arten, die, wie *Cyclops crassicaudis* und *Chydorus sphaericus*, hier im Planktongebiet gemein sind, die Bezeichnung Vegetationsarten zu verwenden. Ich werde jedoch diese Bezeichnung nach wie vor benutzen, weil sie sich in mehreren früheren Fällen an die Vegetation gebunden gezeigt haben. Dass sie in der Tat ganz von dieser abhängig sind, werde ich später zeigen. Dass sie hier im Plankton so zahlreich sind, dürfte auf mehreren Ursachen beruhen und ist jedenfalls sekundär. So ist ein Teil der Randvegetation trockengelegt worden, und ihre Lebensbedingungen sind darum schlechter. Sowohl Exemplare verschiedener Arten als Teile der Vegetation sind allmählich in den Teich hinausgelangt. Eine wahre Auswanderung einiger Arten während einer gewissen Zeit dürfte auch Regel sein. Obwohl ganz von der Vegetation abhängig, werden solche Arten während einer Periode ihres Lebens planktonisch. Eine und dieselbe Art dürfte sich hierbei in verschiedenen Gewässern verschieden verhalten. Ich werde später hierauf zurückkommen.

Bemerkenswert ist übrigens, dass *Volvox* so gemein im Plankton vorkommt. Hierin stimmt der Teich X mit den Teichen III und IV überein.

### *Daphnia pulex*.

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 161</b>						
224	$\frac{44}{180}$	143	17	13	5,5	Eph. abg.
274	$\frac{41}{163}$	126	14	14	4,5	Mit Eph.
177	—	109	17	—	—	Ohne Eph.
116	—	65	31	—	—	Juv.
—	—	—	27	—	—	,

Kommt zahlreich vor. Sowohl die erste als die zweite Generation sind vorhanden.



Die erste Generation hat wie gewöhnlich sehr kurze Spinen,  $S = 14-17$ . Die meisten Tiere haben das erste Ehippium abgeworfen und die Ovarien mit Dauereidotter angefüllt. Neue Ehippienbildung steht also bevor. Einige Tiere tragen Ehippien. Vereinzelte Exemplare haben noch keine solche gebildet. Die Bildung der Subitaneier ist ganz abgeschlossen.

Die zweite Generation ist selten und besteht aus jungen Exemplaren mit indifferenten Ovarien. Die Spina ist hier länger,  $S=27-31$ .

Im übrigen sind diese Daphnien durch folgende Merkmale gekennzeichnet:

Rostrum kurz; Nebenaugen deutlich; die Längsrichtung des Auges zu der des Körpers rechtwinklig; das Auge mit wenigen lichtbrechenden Partien.

Die Bewaffnung des Abdomens und die Längenverhältnisse der A. 2 sind normal.

Man bemerkt im Teich X besonders die unerhört grosse Zahl der Ehippien, die teils wie ein breiter, schwarzer Saum an den Ufern aufgespült liegt, teils in der Randvegetation hängen geblieben ist.

#### **Macrothrix arctica.**

Kommt sehr selten in und ausserhalb der Randvegetation vor. Nur junge Tiere sind vorhanden.

#### **Chydorus sphæricus.**

Ist auch im Plankton allgemein.

Die Subitaneierbildung — die Abgabe der zweiten Generation — ist abgeschlossen und die Dauereierbildung eben im Gange. ♀ mit Dauereiern und ohne Eier nebst ♂ sind vorhanden.

#### **Eurytemora raboti.**

Kommt sehr allgemein in der Vegetation als noch nicht erwachsene Tiere mit 2-4-gliedrigem Abdomen vor. Sowohl Erwachsene als Nauplien und kleine Junge fehlen ganz. Die Tiere sind mit Protozoen reich besetzt.

#### **Cyclops crassicaudis.**

Ist in der Randvegetation selten, ausserhalb derselben gemein.

Alle Exemplare haben 2-gliedrige Schwimmfüsse und 10-gliedrige erste Antennen. Sowohl jüngere Tiere als Nauplien und erwachsene fehlen.

Strandlagune XI den  $\frac{5}{8}$ .

Diese Lagune liegt auf der oben erwähnten Landzunge, ca. 1.5 km vom Nordenskiöld-Gletscher. Sie steht mit dem Fjord durch 5–10 m tiefe und ca. 1 m breite Rinnen in Verbindung. Der innere, seichtere Teil der Lagune erhielt langsam fließendes Wasser vom Flachland. In diesem inneren Teil sind die Proben genommen. Das Wasser war, als die Proben genommen wurden, dem Geschmack nach ganz süß.

In den äusseren Teilen der Lagune mischt sich aber das salzige Wasser des Fjords mit dem süßen Wasser der Lagune. Das Wasser wird daher hier stark gestreift, besonders in den Rinnen. Die Verteilung des salzigen und des süßen Wassers wechselt mit Ebbe und Flut.

Probe 167. — Strandlagune XI d.  $\frac{5}{8}$ . Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- c — *Mysis oculata* var. *re-*  
*licta*.  
rr — *Eurytemora raboti*.  
rr — *Tachidius longicornis*.  
c — *Tachidius spitzbergensis*.  
rr — *Ectinosoma arcticum*.  
rr — *Ectinosoma major*.  
r — *Microsetella norvegica*.

## Rotatoria.

- r — *Colurella amblytelus*.  
r — Unbest. Arten (2).

- Protozoa — r.  
Nematoda — rr.  
Tardigrada — rr.  
Fadenalgen — +.

Ogleich die obigen Arten in dem Geschmack nach reinem Süßwasser genommen sind, zeigt doch der Charakter der Lagune, dass sie als typische Brackwasserarten anzusehen sind. Eine von ihnen, *Microsetella norvegica*, dürfte sogar als eine typische Fjord- und Salzwasserart anzusehen sein. Sie ist jedenfalls nicht von brackigem Wasser abhängig. Ein Teil der anderen Crustaceen kann dagegen teils in brackigem, teils in süßem Wasser vorkommen. So kommt z. B. *Eurytemora raboti* gemein in einigen der vorerwähnten Gewässer vor. Später werden wir auch die *Tachidius*-Arten in rein süßem Wasser wiederfinden.

Im Plankton des Fjords kommt ausser *Mysis* nur *Microsetella norvegica* vor (BROCH 1910). Sie hat wie *Mysis* eine sehr grosse Verbreitung. Die beiden *Ectinosoma*-Arten habe ich kürzlich als neue Arten beschrieben (OLOFSSON 1917 a). Auf die *Tachidius*-Arten werde ich noch zurückkommen.

**Eurytemora raboti.**

Nur erwachsene Tiere kommen selten vor. Ein ♀ mit 13 Eiern beobachtet.

**Klaas Billen Bay** den  $23/7$ .

Die hier untersuchte Wasseransammlung — Strandlagune XII mit Zuflüssen — liegt auf dem westlichen Ufer des inneren Teils der Klaas Billen Bay in nordöstlicher Richtung vom Pyramidengebirge, auf  $78^{\circ} 40' 30''$  n. Br.

Dieses Gebiet gehört wie das vorhergehende dem inneren, günstigen Teil des Eisfjords an und stimmt klimatologisch mit diesem überein. Siehe im übrigen die Karte.

**Strandlagune XII** den  $23/7$ .

Diese Strandlagune besteht aus einer zusammenhängenden Gruppe von Bassins, die durch einen 5–10 m breiten Wall von Steinen und Kies vom Fjord getrennt sind. Nach alten Wellenspurten zu urteilen, stehen sie zeitweise mit diesem in Verbindung.

Den  $23/7$  war das Wasser in der Lagune dem Geschmack nach ganz süß. Einige Bassins waren ganz oder nahezu ausgetrocknet, andere mit etwa 0,5 m tiefem Wasser gefüllt und mit einer reichen, graugrünen Vegetation von Fadenalgen am Boden versehen. Weiter vom Ufer des Fjords weg wird das Wasser seichter, und die Strandlagune nimmt hier süßes Wasser teils als kleine Wasseradern mit reinem Wasser, die über Schlamm- und Steinboden fließen, und in welchen einige Moospolster liegen, teils als über den sanft sich senkenden Boden sickendes Wasser auf.

Das Wasser befand sich bei meiner Untersuchung in starker Verminderung. Diese Verminderung ist sicherlich periodisch und beruht auf Ebbe und Flut. Die Lagune fließt offenbar quer durch den Wall ab, und das Niveau der Fjordoberfläche muss daher das Niveau der Lagune bestimmen. Eine offene Verbindung zwischen Fjord und Lagune fehlt.

Der äussere Teil der Lagune dürfte wenigstens zeitweise Brackwasser enthalten. Die Moosvegetation fehlt hier ganz.

Die Temperatur war im äusseren Teil der Lagune  $11,5^{\circ}$ , im Zufluss  $11\frac{1}{4}^{\circ}$ , zwischen den am Boden der zum Teil ausgetrockneten Teile liegenden Algenmassen  $13^{\circ}$  C.

**Probe 71.** — Strandlagune XII d.  $23/7$ . Im äusseren Teil. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- cc — *Eurytemora raboti*.  
c — *Tachidius spitzbergensis*.

## Rotatoria.

- c — *Notholca acuminata* var.  
          *extensa*.  
ccc — Fadenalgen.



**Probe 72.** — Strandlagune XII d. <sup>23</sup>/<sub>7</sub>. Im Zufluss. Netz Nr. 25.

Rotatoria.

- rr — *Diaschiza gibba*.
- rr — *Metopidia lepadella*.
- c — *Notholca striata*.
- + — Unbest. Art.

Turbellaria — +.

Nematoda — r.

Tardigrada — rr.

Diptera.

- rr — *Chironomus*-Larven.

Algen.

- c — Bacillariaceæ.
- + — Fadenalgen etc.

**Probe 74.** — Mooshügel im Zufluss. Netz Nr. 25.

Rotatoria.

- rr — *Diaschiza gibba*.
- r — *Metopidia lepadella*.
- rr — *Colurella amblytelus*.
- + — *Notholca striata*.
- r — *Notholca foliacea* var. *latistyla*.
- c — Unbest. Art.

Turbellaria — r.

Nematoda — r.

Tardigrada — rr.

Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

Algen.

- + — c — Desmidiaceæ.
- ccc — Bacillariaceæ.
- + — Fadenalgen.

Diese Proben repräsentieren zwei ganz verschiedene Gebiete, nämlich einerseits (Probe 71) das Brackwasser, anderseits (Probe 72 und 74) das Vegetationsgebiet des Süßwassers.

In der Fauna des Brackwassers finden wir zwei Arten von der Strandlagune XI wieder. Die dritte Art (die Rotatorie) habe ich an keinem anderen Lokal wiedergefunden. Sowohl alle reinen Süßwasser- als alle Fjordformen fehlen.

In den Proben 72 und 74 treffen wir aber eine für den Vegetationsrand des Süßwassers typische Fauna. Dass alle Crustaceen fehlen, beruht natürlich auf dem fließenden Wasser, das alle Arten, die zwischen den Moospflanzen ein reges Leben führen, wegführen muss. Eine für sie geeignete, reiche und lockere Moosvegetation fehlt auch gänzlich.

Die hier vorkommenden Arten können alle in dichter Moosvegetation leben und laufen darum nicht so leicht Gefahr, weggeführt zu werden. Dass eine ganze Menge dennoch weggeführt wird, beweist die Probe 72, die gerade solche im freien Wasser des Bächleins vorkommenden Arten enthielt.

Ein Vergleich zwischen den Proben 72 und 74 zeigt, dass das "Plankton" des Rinnals nur aus solchen weggeführten "Moos"-Exemplaren besteht, wie man dies auch erwarten musste.

Wie ich oben gezeigt habe, dürfte die Lagune zeitweise in offener Verbindung mit dem Fjord stehen. Sie ist dann wie die Strandlagune XI eine Brackwasserlagune, die nach aussen von salzigem, nach innen von süßem Wasser begrenzt ist.

Von den in der Lagune XI vorkommenden Arten finden wir jetzt nur zwei, nämlich *Eurytemora raboti* und *Tachidius spitzbergensis*, in der Lagune XII wieder. *Mysis*, die *Ectinosoma*-Arten, *Microsetella* und *Tachidius longicornis* fehlen aber.

Man dürfte hieraus auf die Fähigkeit dieser Arten, sich schnell dem süßen Wasser anzupassen, schliessen können. Diese Fähigkeit sollten also teils die Arten, die wir früher als wahre Fjordarten angesehen haben, *Mysis* und *Microsetella*, teils die *Ectinosoma*-Arten, die wahrscheinlich typische Brackwasserarten sind, nicht besitzen.

*Eurytemora* wie auch *Tachidius spitzbergensis* dürften aber diese Fähigkeit in hohem Grade besitzen.

Betreffs des *Tachidius longicornis* werden spätere Beobachtungen zeigen, dass ein solcher Übergang auch für diesen möglich ist.

Es ist aber klar, dass der Vergleich dieser Proben nicht zeigen kann, dass ein schneller Übergang von salzigem zu süßem Wasser für die übrigen unmöglich ist. Es können nämlich ganz andere Ursachen als der Salzangel der Lagune dasein, welche bewirken, dass diese Arten hier fehlen. Die hohe Wassertemperatur, der Wechsel der Wassermenge etc. können ebensowohl ihr Leben in diesem Falle verhindern.

Hier habe ich nur zeigen wollen, dass ein schneller Übergang von salzigem oder brackigem zu süßem Wasser für ein paar Arten mit Sicherheit möglich ist. Auf das Verhalten der anderen Arten in bezug auf diese Sache werde ich später zurückkommen.

In Probe 74 bemerkt man besonders einen Teil einer Daphnien-schale. Die einzigen benachbarten Lokale, an welchen *Daphnia pulex* vorkommt, sind die oben behandelten Lokale im Minners Tal und beim Nordenskiöld-Gletscher. Diese Schalenreste setzen also eine passive Verschleppung von über 8 km voraus.

### ***Eurytemora raboti.***

In dem äusseren Teil der Lagune sehr gemein. Es kommen nur noch nicht erwachsene Tiere mit 2—3-gliedrigem Abdomen vor. Erwachsene wie auch Nauplien fehlen ganz.

### Esmarks Gletscher den 25/7.

Die in dieser Gegend untersuchten Gewässer liegen auf der aus Moränenmaterial gebildeten Halbinsel, die vom östlichen Rande des Esmark-Gletschers in die Ymer-Bay hinausragt. Latitude 78 17' n. Br.

Diese Halbinsel hat das für solche Moränenhalbinseln typische Aussehen mit zahlreichen, oft spitzigen, steinuntermischten Erdhügeln und Höhenzügen und in den Senkungen zwischen denselben liegenden Kleingewässern. Dieses charakteristische, oft phantastische Aussehen wird wahrscheinlich dadurch hervorgerufen, dass in der Moräne eingebettetes Eis



Phot. d. 25/7 1910. O. Olofsson.

Fig. 8. Tümpel XIII.

geschmolzen ist und sich dabei Gruben gebildet haben. Das Wasser dieser Gruben besteht nur aus von den Umgebungen, Schneehaufen etc. kommendem Regen- und Schmelzwasser.

Die Halbinsel gehört dem äusseren, ungünstigen Teil des Eisfjordgebiets an. Die Verschiedenheit in der Entwicklung zwischen diesem und den vorhergehenden Lokalen wird auch sehr gross erscheinen.

#### Tümpel XIII d. 25/7.

Dieser Tümpel liegt etwa in der Mitte der Halbinsel in ca. 10 m Meereshöhe. Er ist von zum Teil ziemlich steil abfallenden, steinuntermischten Erdhügeln mit sehr spärlicher Vegetation umgeben.



*Grösse* etwa  $30 \times 10$  m. Er ist durch die Oberfläche nahezu erreichende Wälle in drei Partien eingeteilt.

*Tiefe* im grössten Bassin etwa 2 m.

*Boden*: steinuntermischter Erd- und Schlammboden.

Die *Ufer* bestehen gleichfalls aus steinuntermischter Erde. Spärliche und kurze, zum Teil submerse Moosvegetation kommt nur auf einem kleinen Gebiet vor.

*Zuflüsse* fehlen. Bei höherem Wasserstande fliesst das Wasser über die eine Seite hinaus, ohne eine markierte Abflussrinne zu bilden.

Die *Temperatur* im freien Wasser war  $8\frac{1}{2}^{\circ}$  C. Das Wetter trübe mit schwachem Wind.

**Probe 82.** — Tümpel XIII d.  $25/7$ . Im freien Wasser nahe an der Oberfläche. Netz Nr. 25.

Crustacea.

r — *Tachidius longicornis*.  
ccc — Nauplien (von *Eurytemora raboti*).

Diptera.

rr — *Chironomus*-Larven.

**Probe 88.** — Tümpel XIII d.  $25/7$ . In der spärlichen submersen Moosvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.

c — *Candona reclangulata*.

Nematoda — r.

Algen.

Rotatoria.

c — *Notholca striata*.

cc — Desmidiaceæ.

cc — Bacillariaceæ.

c — Prasiolaceæ.

Im Tümpel XIII wurden ausserdem mehrere Proben in verschiedenen Tiefen genommen, die aber alle mit der Probe 82 übereinstimmten. Es kam also keine ungleichförmige Vertikal- oder Horizontalverteilung des Planktons vor.

**Tümpel XIV** d.  $25/7$ .

Der Tümpel XIV ist seichter als der vorige und wie dieser in drei mit einander vereinigte Bassins eingeteilt. Er empfängt sein Wasser teils aus einem schmelzenden Schneehaufen, teils aus einem höher liegenden Kleingewässer. Er fliesst wie Tümpel XIII bei höherem Wasserstande über den umgebenden Boden hinaus. Das Wasser ist im Ge-

gensatz zu dem vorigen sehr trübe, schlammerfüllt. Die Temperatur in der Nähe des Schneehaufens  $5\frac{1}{2}^{\circ}$  C., im gegenüberliegenden Teil des Tümpels  $9\frac{3}{4}$  C.

**Probe 90.** — Tümpel XIV d.  $\frac{25}{7}$ . Im freien Wasser in der Nähe des Schneehaufens. Netz Nr. 25.

Crustacea.

+ — *Eurytemora raboti*, Nauplien.

r — *Tachidius longicornis*.

Schlamm.



Phot. d.  $\frac{25}{7}$  1910. O. Olofsson.

Fig. 9. Tümpel XIV. Esmarks Gletscher im Hintergrund.

**Probe 93.** — Tümpel XIV d.  $\frac{25}{7}$ . In dem gegenüberliegenden Teil des Tümpels. Netz Nr. 25.

Crustacea.

r — *Tachidius longicornis*.

c — *Eurytemora raboti*,  
Junge.

Diptera.

r — *Eurytemora raboti*,  
Nauplien.

rr — *Chironomus*-Larven.

**Probe 94.** — Tümpel XIV d. <sup>25</sup>/<sub>7</sub>. In der submersen Moosvegetation.  
Netz Nr. 25.

Nematoda — rr.

Algen.

rr — Bacillariaceæ.

Wir treffen in diesen Gewässern ein sehr armes organisches Leben an, was bei einem Vergleich mit den vorigen Gewässern um so mehr in die Augen fällt. Im Plankton dieser Tümpel leben nur *Eurytemora raboti* und *Tachidius longicornis*. Andere Arten, sowohl Tiere als Algen, fehlen gänzlich.

Im Tümpel XIII finden wir in der Moosvegetation *Notholca striata* gemein und eine *Cosmarium*-Art zahlreicher als in irgendeinem vorhergehenden Gewässer. Im übrigen kommen vereinzelte Exemplare von *Candona rectangulata*, einige Bacillariaceen und ein paar andere Algen in der Vegetation vor. Nematoden sind ziemlich gemein.

Im Tümpel XIV ist das organische Leben der Moosvegetation bedeutend ärmer. Die Ursache hiervon ist wahrscheinlich darin zu suchen, dass aus dem Schneehaufen mit dem Schmelzwasser kommender Schlamm die Bodenvegetation imprägniert hat, und darin, dass diese Boden- und Ufervegetation so schwach entwickelt ist und sicherlich nach der Schneeschmelze völlig trockengelegt wird.

Dieses Lokal ist das extremst arktische unter allen Lokalen, die ich auf Spitzbergen untersucht habe. Hierzu tragen vor allem das Klima des äusseren Fjordgebietes und die hier im übrigen herrschenden Verhältnisse bei. Der Boden besteht aus Moränenmaterial, Wällen und Hügeln aus mit Stein untermischter Erde, zwischen welchen sterile, zum Teil mit Wasser gefüllte Senkungen liegen. Diese Senkungen sind wahrscheinlich dadurch hervorgebracht, dass Blöcke oder Striche reinen Eises, die in die Moräne eingebettet waren, später geschmolzen sind. Diese Senkungen wurden jetzt mit Schmelzwasser teils vom Schnee, teils aus gefrorenen Erdschichten gefüllt. Eine schwache Moosvegetation entsteht an der Oberfläche des Wassers oder wo das Wasser über einen Pass sickert. Bei Hochwasser liegt sie unter der Oberfläche, bei niedrigem Wasserstand wird sie trockengelegt. Diese Vegetation ist sowohl zu arm als auch in ihrem Verhältnis gegenüber dem Wasser zu wechselnd, um ein reiches organisches Leben beherbergen und ernähren zu können. Berücksichtigt man ferner, dass schlammiges Schmelzwasser aus grösseren Schneehaufen (Tümpel XIV) die Verhältnisse des weiteren verschlechtert, so ist es erklärlich, dass sowohl Tiere als Algen so gut wie ganz in der Vegetation fehlen.

Die hier auftretenden Copepoden haben wir früher in der Strandlagune XI beisammen gefunden.



### **Eurytemora raboti.**

Im Tümpel XIII kommen nur Nauplien vor, diese sind aber sehr gemein (ccc). Dass sie wirklich dieser Art angehören, zeigen Überreste gestorbener, erwachsener Tiere, Spermatophoren etc. und ein Vergleich mit dem Tümpel XIV.

Im Tümpel XIV finden sich alle Stadien von Nauplien bis nahezu Erwachsenen. Die Zwischenstadien sind am gemeinsten. Völlig erwachsene Tiere fehlen.



Phot. d. 28/7 1910. O. Olofsson.

Fig. 10. Erdmanns Tundra. Teich XV im Vordergrund.

### **Tachidius longicornis.**

Im Tümpel XIII habe ich nur erwachsene ♀ beobachtet, von denen eines mit Eiersäckchen versehen war.

Im Tümpel XIV kamen ausser solchen ♀, auch mehrere mit Eiersäckchen, vereinzelte ♂ vor.

### **Candona rectangulata.**

Junge Tiere dieser Art kommen zahlreich in der spärlichen, submersen Moosvegetation des Tümpels XIII vor.

**Erdmanns Tundra d.  $26/7$ .**

Der hier untersuchte Teich XV liegt auf der Halbinsel namens Erdmanns Tundra, die sich am östlichen Ufer der Ymer-Bay ausbreitet. Sie bildet ein ziemlich ebenes jurassisches und tertiäres Flachland in einer Meereshöhe von einigen zehn Metern. Sie ist zum Teil mit spärlicher Moosvegetation bekleidet und hat zahlreiche, bisweilen sehr grosse, aber seichte Gewässer, zum Teil von feuchtem Moorboden umgeben. Sie gehört wie das vorige Lokal, das etwa 1 km entfernt ist, dem äusseren, ungünstigen Gebiet des Eisfjords an.

**Teich XV d.  $26/7$ .**

*Grösse:* etwa  $300 \times 50 - 70$  m.

*Tiefe:* in der Nähe des Ufers nur ein paar cm, weiter hinaus 20—30 cm.

*Boden:* in der Nähe des Ufers flacher Stein, der weiter hinaus mit Schlamm bedeckt ist. Er fällt sanft nach dem Innern des Teiches zu ab.

Die *Ufer* sind Steinufer, zum Teil mit ziemlich reicher Moosvegetation bekleidet.

Die *Temperatur* war im freien Wasser  $7 \frac{3}{4}^{\circ}$ , in der Moosrandvegetation  $8 \frac{1}{2}^{\circ}$ , in dem umgebenden Moorboden  $6 \frac{3}{4}^{\circ}$  C.

Die Fänge wurden früh am Morgen den  $26/7$  vorgenommen. Das Wetter war ruhig und trübe.

**Probe 99.** — Teich XV d.  $26/7$ . Im freien Wasser in 5—25 cm Tiefe. Netz Nr. 25.

Crustacea.	r — <i>Notholca foliacea</i> .
+ — <i>Lepidurus arcticus</i> .	r — + Unbest. Arten.
r — <i>Daphnia pulex</i> .	
rr — <i>Candona rectangulata</i> .	Nematoda — rr.

Rotatoria.	Algen.
c — <i>Polyarthra trigla</i> .	r — Desmidiaceæ.
rr — <i>Metopidia lepadella</i> .	r — Bacillariaceæ.

**Probe 100.** — Teich XV d.  $^{26}/_7$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- rr — *Daphnia pulex* (alte  
Ephippien).  
rr — *Candona rectangulata*.

## Algen.

- r—cc Desmidiaceæ (8).  
r—c Bacillariaceæ (6).  
r— Hydrodictyaceæ (1).  
+— Prasiolaceæ.

## Rotatoria.

- r — *Notholca foliacea*.  
rr — Unbest. Arten.

**Probe 101.** — Teich XV d.  $^{26}/_7$ . Wasser aus dem Moorboden, in Netzbeutel Nr. 25 gespült.

## Crustacea.

- rr — Nauplien (wahrscheinlich  
*Marænobiotus brucei*).

## Nematoda — rr.

## Tardigrada — rr.

## Algen + — r (5).

## Rotatoria.

- r — *Diurella bidens*.  
rr—c — Unbest. Arten (4).

Obwohl die Proben im Teich XV so spät wie den  $^{26}/_7$  genommen sind, ist die Entwicklung nicht so weit fortgeschritten wie in den früher untersuchten Gewässern, Tümpel XIII und XIV ausgenommen. Dies geht daraus hervor, dass *Lepidurus arcticus* nur in sehr jungen, planktonischen Exemplaren vorkommt, und daraus, dass die Daphnien ohne Ausnahme sehr jung sind. Auch von *Marænobiotus* (?) und *Candona rectangulata* gibt es nur Nauplien oder kleine Junge. Auch die Algen treten im allgemeinen als Jugendformen auf.

Diese verzögerte Entwicklung ist natürlich durch das hier herrschende, ungünstige Klima bedingt.

Unter den Algen kommen einige in den vorigen Gewässern nicht gefundene Arten vor, unter diesen eine *Tabellaria*-Art, *Xanthidium armatum* etc.

**Lepidurus arcticus.**

Junge, planktonische Exemplare sind im freien Wasser allgemein.

**Daphnia pulex.**

Nur junge Tiere mit indifferenten Ovarien kommen vor.



**Marænobiotus brucei.**

Nur einige Nauplien, die wahrscheinlich dieser Art angehören.

**Candona rectangulata.**

Nauplien und sehr junge Tiere sind selten.

**Polyarthra trigla.**

Man bemerkt besonders, dass forma *aptera* (siehe S. 238) so allgemein ist. Sie kommt nämlich c, die Hauptart nur rr vor. Die Exemplare der forma *aptera* tragen weiter im allgemeinen 1—3 Eier, die durch beginnende Entwicklung sich als Subitaneier erweisen. Die Hauptart befindet sich nicht in Eierproduktion. Siehe weiter Kap. 1V.

**Kap Diabas d.  $28/7$ — $29/7$ — $31/7$ .**

Kap Diabas liegt am Südufer der Sassen Bay, wo sie gegen OSO umbiegt. Seine Latitude ist ca.  $78^{\circ} 22'$  n. Br. Das Gebiet gehört dem inneren, östlichen, klimatisch günstigeren Teil des Eisfjords an.

**Teich XVI d.  $28$ — $29/7$ .**

Dieser Teich liegt auf der Westseite des Kap Diabas, in etwa 25 m Meereshöhe.

*Grösse:* etwa  $50 \times 30$  m.

*Tiefe:* etwa 0,5 m. Die Tiefe ist dicht am Ufer ebenso gross wie weiter in den Teich hinaus.

Der Teich XVI ist von mehr oder weniger festem Moorboden umgeben. Er empfängt sein Wasser von einem sanft abfallenden, karierten Moorboden, der vor allem in den Furchen sehr feucht ist. Der obere Teil des Teichs ist mit einer üppigen Vegetation von Gräsern (*Calamagrostis* u. s. w.), *Ranunculus* und Moosen bewachsen. Dieser vegetationsgefüllte Teil ist von dem übrigen, offenen Teil des Teichs scharf abgesetzt.

Der vegetationsfreie Teil des Teichs ist von scharf abgesetzten *Ufern* umgeben, die an der Wasseroberfläche eine reiche Moosvegetation tragen.

Der *Boden* ist auch zum grossen Teil mit dichtem Moos bekleidet, zum Teil Schlammboden.

Der *Ausfluss* schlängelt sich zuerst durch eine dichte und reiche Vegetation von Moos, Gräsern, *Ranunculus* u. s. w. hin und sickert später durch Moorboden den Abhang entlang. In der Nähe des Fjords geht er in ein Bächlein über, das mit schnellerem Lauf über Stein- und Kiesboden zieht.

Der Teich XVI ist nicht periodisch austrocknend. Er weicht von den vorhergehenden Teichen durch seine sehr gut entwickelte Vegetation und seine in der Nähe der Ufer grössere Tiefe ab. Das *Wasser* ist klar.



Phot. d. 20/7 1910. O. Olofsson.

Fig. 11. Teich XVI.

Die *Temperatur* ist im freien Wasser  $10,5^{\circ}$ , in der Moosrandvegetation  $10,5^{\circ}$ , im Bodenmoos  $10,5^{\circ}$ , in der Vegetation des oberen Teils  $10 \frac{3}{4}^{\circ}$ , in der Vegetation des Ausflusses  $10,5^{\circ}$  C.

Ausser im Teich nahm ich auch Proben aus verschiedenen Teilen im Moorboden oberhalb desselben, teils auch aus dem Ausfluss.

Der *Moorboden* ist, wie ich oben hervorgehoben habe, von einem Netz seichter Furchen, in welchen Wasser entweder stagniert oder langsam gegen den Teich sickert, durchzogen. Einige Furchen enthalten kein über dem Moos stehendes Wasser, sind aber wie die dazwischenliegenden Partien mehr oder weniger stark feucht.

Die Fänge wurden im Teich den  $^{28}/_7$ , im Moorboden und Ausfluss den  $^{29}/_7$  gemacht. Den  $^{29}/_7$  war das Wetter trübe, die Lufttemperatur war  $5,5^{\circ}$  C.

**Probe 108.** — Teich XVI d.  $^{28}/_7$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

**Crustacea.**

- c — *Daphnia pulex*.
- rr — *Macrothrix arctica*.
- r — *Chydorus sphaericus*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.

- rr — *Mytilina mucronata*.
- r — *Euchlanis oropha*.
- rr — *Monostyla lunaris*.
- r — *Metopidia quadricarinata*.
- + — *Lophocaris oxysternon*.
- rr — *Notholca foliacea*.
- rr — Unbest. Art.

**Rotatoria.**

- cc — *Polyarthra trigla*.
- r — *Diurella longistyla*.
- rr — *Rattulus carinatus*.
- rr — *Scaridium longicaudum*.
- r — *Diaschiza gibba*.

**Diptera.**

- + — *Chironomus*-Larven.

Algen, Sporenstadien etc. — +.

**Probe 111.** — Teich XVI d.  $^{28}/_7$ . In der Vegetation des oberen Teils des Teichs. Netz Nr. 25.

**Crustacea.**

- + — *Macrothrix arctica*.
- + — *Chydorus sphaericus*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.
- rr — *Marænobiotus brucei*.
- rr — *Eucypris glacialis*.
- c — *Candona rectangularata*.

- c — *Metopidia quadricarinata*.
- rr — *Colurella adriatica*.
- rr — *Notholca foliacea*.
- rr—r — Unbest. Arten (4).

**Rotatoria.**

- rr — *Diurella bidens*.
- rr — *Diurella longistyla*.
- rr — *Scaridium longicaudum*.
- r — *Diaschiza gibba*.
- + — *Mytilina mucronata*.
- + — *Euchlanis dilatata*.
- r — *Euchlanis oropha*.
- rr — *Monostyla lunaris*.

Turbellaria — r.

Nematoda — r.

Tardigrada — rr.

Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

Algen.

- r — Peridiniaceæ.
- r—c — Desmidiaceæ (6).
- +—c — Bacillariaceæ.
- c — Blaugrüne Algen,
- Sporenstadien etc.



**Probe 110.** — Teich XVI d. <sup>28</sup>/<sub>7</sub>. In der am Boden wachsenden Moosvegetation. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- + — *Lepidurus arcticus*.
- r — *Macrothrix arctica*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.
- rr — *Candona rectangulata*.

- rr — *Euchlanis oropha*.
- r — *Monostyla lunaris*.
- rr — *Metopidia lepadella*.
- rr — *Lophocaris oxysternon*.
- r — *Notholca foliacea*.
- rr-r — Unbest. Arten (3).

## Rotatoria.

- r — *Diurella bidens*.
- rr — *Diurella uncinata*.
- r — *Diurella longistyla*.
- r — *Diurella obtusidens*.
- rr — *Scaridium longicaudum*.
- r — *Diaschiza gibba*.
- r — *Mytilina mucronata*.
- rr — *Euchlanis dilatata*.

Protozoa — rr.

Nematoda — r.

Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.

Algen.

cc — Bacillariaceæ.

+ — Sporenstadien etc.

**Probe 109.** — Teich XVI d. <sup>28</sup>/<sub>7</sub>. In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- r — *Macrothrix arctica*.
- r — *Chydorus sphaericus*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.
- rr — *Marænobiotus brucei*.
- rr — *Eucypris glacialis*.
- + — *Candona rectangulata*.

+ — *Lophocaris oxysternon*.rr — *Notholca foliacea*.

rr-c — Unbest. Arten (4).

Tardigrada — rr.

Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.

## Rotatoria.

- + — *Polyarthra trigla*.
- rr — *Diaschiza gibba*.
- c — *Mytilina mucronata*.
- + — *Euchlanis dilatata*.
- r — *Euchlanis oropha*.
- rr — *Monostyla lunaris*.
- c — *Metopidia quadricarinata*.

Algen.

rr+ — Desmidiaceæ.

r-c — Bacillariaceæ.

rr — *Dinobryon* sp.

+ — c Andere Algen (5-6).

r — Sporenstadien etc.

**Probe 113.** Im freien Wasser der kleinen Moospfütze. Netz Nr. 25.  
Temperatur 10° C.

## Crustacea.

- r — *Macrothrix arctica*.  
cc — *Chydorus sphaericus*.  
rr — *Cyclops crassicaudis*.

## Rotatoria.

- r — *Diaschiza gibba*.  
rr — *Euchlanis dilatata*.  
rr — *Metopidia lepadella*.  
rr — Unbest. Art.

## Tardigrada — rr.

## Diptera.

- + — *Chironomus*-Larven.

## Algen.

- r — Bacillariaceæ.  
r — *Dinobryon*.  
c — Fadenalgen etc.

**Probe 114.** — In der Moosvegetation der kleinen Moospfütze. Netz  
Nr. 25. Temperatur 10° C.

## Crustacea.

- rr — *Macrothrix arctica*.  
cc — *Chydorus sphaericus*.  
+ — *Cyclops crassicaudis*.  
+ — *Marænobiotus brucei*.

- rr — *Euchlanis dilatata*.  
+ — Unbest. Art.

## Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

## Rotatoria.

- rr — *Diurella bidens*.  
rr — *Diurella longistyla*.  
r — *Rattulus carinatus*.  
r — *Diaschiza gibba*.

## Algen.

- r — Desmidiaceæ.  
r — Bacillariaceæ.  
cc — *Dinobryon*.  
cc — Fadenalgen.

**Probe 117.** — Wasser aus dem feuchten Moorboden, in Netz Nr. 25  
gespült. Temperatur 9 1/4° C.

## Crustacea.

- c — *Chydorus sphaericus*.  
+ — *Cyclops crassicaudis*.  
c — *Marænobiotus brucei*.  
r — *Candona reclangulata*.

## Protozoa.

- + — *Iffflugia* (2).

## Nematoda — r.

## Tardigrada — r.

## Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

## Rotatoria.

- r — *Euchlanis dilatata*.  
r — *Metopidia oblonga*.  
r — Unbest. Art.

## Algen.

rr — *Peridiniaceæ*.r—c *Desmidiaceæ* (4).+—c *Bacillariaceæ*.+ — *Blaugrüne Algen*.c — *Fadenalgen etc.***Probe 118.** — Im überschwemmten Moorboden. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

cc — *Chydorus sphaericus*.+ — *Cyclops crassicaudis*.r — *Marænobiotus brucei*.rr — *Candona rectangulata*.

Nematoda — rr.

Tardigrada — r.

## Algen.

r — *Desmidiaceæ* (4).+—c — *Bacillariaceæ*.+ — *Blaugrüne Algen*.+—cc — *Fadenalgen*.

## Rotatoria.

+ — *Euchlanis dilatata*.r — *Metopidia oblonga*.rr — *Colurella adriatica*.**Probe 119.** — Wasser aus einer Furche im Moorboden, in Netz Nr. 25 gespült.

## Crustacea.

+ — *Cyclops crassicaudis*.cc — *Marænobiotus brucei*.r — *Candona rectangulata*.

## Protozoa.

r — *Diffugia* (2).

Nematoda — rr.

Tardigrada — r.

## Rotatoria.

rr — *Diaschiza gibba*.r — *Euchlanis dilatata*.rr — *Metopidia lepadella*.rr — *Colurella adriatica*.

r — Unbest. Art.

## Algen.

r—+ — *Desmidiaceæ* (ca. 10).r—c — *Bacillariaceæ* (6).c — *Blaugrüne Algen*.+— *Fadenalgen etc.***Probe 122.** — In der Moosvegetation des Abflusses. Netz Nr. 25. Temperatur  $10\frac{1}{2}^{\circ}$  C.

## Crustacea.

+ — *Cyclops crassicaudis*.+ — *Marænobiotus brucei*.

## Rotatoria.

rr — *Diurella obtusidens*.rr — *Diurella minuta*.



- + — *Rattulus carinatus*.  
 rr — *Scaridium longicaudum*.  
 r — *Diaschiza gibba*.  
 rr — *Diplax bicarinata*.  
 c — *Euchlanis deflexa*.  
 rr — *Monostyla lunaris*.  
 + — *Metopidia lepadella*.  
 r — *Metopidia acuminata*.  
 r — *Lophocaris oxysternon*.  
 r — *Colurella amblytelus*.  
 c — *Notholca foliacea*.  
 r — Unbest. Arten (2).

## Protozoa.

- rr — *Diffugia* (2).

## Nematoda — r.

## Tardigrada — rr.

## Algen.

- + — c Desmidiaceæ (3).  
 r—c Bacillariaceæ (4).  
 + — cc Fadenalgen.

**Probe 123.** — In der Vegetation des Abflusses, weiter vom Teich hinter. Rascher fließendes Wasser. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- cc — *Marænobiotus brucei*.  
 c — *Candona rectangulata*.

## Nematoda — r.

## Tardigrada — rr.

## Algen.

## Rotatoria.

- rr — *Diplax bicarinata*.  
 rr — *Euchlanis deflexa*.  
 rr — *Monostyla cornuta*.  
 r — *Metopidia lepadella*.  
 + — *Metopidia acuminata*.  
 r — Unbest. Arten (3).

- + — Desmidiaceæ (3).  
 +—c—Bacillariaceæ.  
 rr — Hydrodictyaceæ.  
 +—c—Blaugrüne Algen.  
 + — Fadenalgen, *Gloio-*  
*trichia* etc.

## Protozoa.

- + — *Diffugia* (4).

**Probe 124.** — In einer wassergefüllten Grube des Ausflusses. Netz Nr. 25. Temperatur  $8\frac{3}{4}^{\circ}$  C.

## Crustacea.

- + — *Marænobiotus brucei*.  
 rr — *Candona rectangulata*.

## Protozoa.

- r — *Diffugia* (2).

## Nematoda — r.

## Rotatoria.

- + — *Euchlanis deflexa*.  
 rr — *Metopidia acuminata*.  
 rr—r — Unbest. Arten (2).

## Algen.

- r — Desmidiaceæ (3).  
 r—+ — Bacillariaceæ (8).  
 c—cc — Fadenalgen (4) etc.

**Probe 125.** — Im Ausfluss, wo er weiter vom Teich hinunter über Stein und Kies fliesst. Netz Nr. 25. Temperatur  $9\frac{1}{4}^{\circ}$  C.

Algen.

rr-r — Bacillariaceæ (3).

r — Fadenalgen.

Die vorhergehenden Fanglisten zeigen, dass sowohl die Fauna als die Algenflora durch einen grossen Reichtum von Arten und Individuen gekennzeichnet ist. Vor allem gilt dies von den Rotatorien und den Algen, von denen mehrere Arten hier vorhanden sind, die im übrigen in meinen Spitzberger Proben ganz fehlen.

Eine genauere Untersuchung des Entwicklungsverlaufes der verschiedenen Arten steigert den Eindruck, dass ungewöhnlich günstige Verhältnisse herrschen, die den Arten- und Individuenreichtum bewirkt haben.

Die Fanglisten zeigen auch, dass die verschiedenen Arten im allgemeinen ziemlich gleich verteilt sind, wenn man von den Arten, die nur sehr selten vorkommen, absieht. Eine genauere Untersuchung zeigt jedoch, dass es möglich ist, einige ziemlich gut abgegrenzte Gebiete zu unterscheiden, die dadurch charakterisiert sind, dass einige für sie typische Arten dort vorkommen und einige im übrigen gemeine daselbst fehlen.

Ein solches Gebiet ist der Teich XVI, im ganzen genommen, mit freiem Wasser, Randvegetation, oberem, verwachsenem Teil und dem oberen Teil des Ausflusses, oder mit anderen Worten Probe 108, 109, 110, 111,<sup>1</sup> im Gegensatz zum Moorboden und dem Ausfluss.

Sieht man von den rein planktonischen Arten, die naturgemäss ausserhalb des Teichs fehlen müssen, ab, so wird dieses Gebiet durch folgende Arten gekennzeichnet:

*Diurella*-Arten.

*Monostyla lunaris*.

*Scaridium longicaudum*.

*Metopidia quadricarinata*.

*Mytilina mucronata*.

*Notholca foliacea*.

Diese Arten kommen nur im Teich vor. Einige von ihnen sind hier sehr gemein. *Metopidia lepadella* kommt auch ausserhalb des Teichs vor, ist aber nur im Teich gemein.

Alle diese Arten sind Vegetationsarten, die nur passiv und zufällig im Plankton auftreten. Weil sie andererseits im dichten Moorboden fehlen, muss man annehmen, dass sie lockere und von Wasser reich umgebene Vegetation erfordern.

Betrachtet man aber die Verteilung innerhalb des Teichs, so kann man wie gewöhnlich ein Plankton- und ein Vegetationsgebiet, mit

<sup>1</sup> Auch Probe 122 (zum Teil). Repräsentiert das Grenzgebiet zwischen Teich und Ausfluss.

ihren typischen Arten, unterscheiden. Im Planktongebiet treten jedoch mehrere Arten, die in der Vegetation gemeiner sind, auf, welche Arten man deshalb und wegen ihres Auftretens auf anderen Lokalen als Vegetationsarten mit tychoplanktonischem Charakter ansehen muss. Dass sie hier besonders gemein sind, beruht zweifelsohne darauf, dass die Individuenzahl jetzt überhaupt gross ist.

Wenn es zu entscheiden gilt, ob eine Art rein planktonisch ist oder nicht, ist die Probe 111, die in der reichen Vegetation des oberen Teils des Teichs genommen ist, von grossem Interesse. Während man nämlich bei dem Fang in der auf eine schmale Zone begrenzten Randvegetation nicht umhin kann, in dem Netz auch typische Planktonarten (obwohl nur in sehr geringer Zahl) zu erhalten, sind alle reinen Planktonarten aus der Probe 111 ausgeschlossen. Ein Vergleich der Proben 111 und 108, welche letztere im freien Wasser genommen ist, zeigt da, dass unter den Crustaceen nur *Daphnia pulex* rein planktonisch ist, welches Verhältnis mit unseren früheren Befunden gut übereinstimmt. Unter den Rotatorien treffen wir nur zwei rein planktonische Arten an, nämlich *Polyarthra trigla* und *Lophocaris oxysternon*. Alle anderen Arten kommen entweder in der Probe 111 oder in anderen, in der Vegetation genommenen Proben allgemeiner vor.

Ein anderes Gebiet bildet der Ausfluss, das schneller oder langsamer über Moos und Kies fliessende Bächlein, das das Wasser des Teichs in den Fjord entleert. Gegen den Teich wird der Ausfluss durch eine reiche Vegetation von Moos, Gräsern, *Ranunculus* u. s. w. abgegrenzt und beherbergt hier natürlich die für den Teich typischen Vegetationsarten. Zu diesen kommen die für den Ausfluss bezeichnenden, die weiter abwärts wiedergefunden werden, bis die Moosvegetation ganz verschwindet, und das Bächlein über reinen Kies fliesst. In diesem unteren, sterilen Teil (Probe 125) hört so gut wie alles organische Leben auf.

Ausschliesslich im Ausfluss kommen folgende Arten vor:

*Diplax bicarinata.*

*Metopidia acuminata.*

*Monostyla cornuta.*

*Colurella amblytelus.*

Weiter findet sich unter den Algen *Tabellaria* sp. gemein, während sie im Teich fehlt.

Ein negatives, aber gleich wichtiges Merkmal ist, dass

*Macrothrix arctica,*

*Chydorus sphaericus,*

*Notholca foliacea,*

die *Diurella*-Arten etc. ganz fehlen, und dass *Chironomus*-Larven sehr selten sind.

Auch der Moorboden zeigt mehreres von faunistischem Interesse. Ein Gebiet verschiedenen Gepräges den vorhergehenden gegenüber bil-



det er natürlich insofern, als die für diese Gebiete typischen Arten im Moorboden fehlen und einige andere Arten dort sehr selten sind. Eine eigentliche Einheit bildet der Moorboden jedoch nicht. Die verschiedenen Arten sind sehr unregelmässig verbreitet, was hauptsächlich vom Vorkommen freien Wassers, dem Grade der Feuchtigkeit des Moorbodens u. s. w. abhängig zu sein scheint. So tritt z. B. *Chydorus sphaericus* in ungeheuren Mengen auf, wenn freies Wasser über dem Moos steht. Andernfalls fehlt er.

Bemerkenswert ist übrigens, dass eine *Dinobryon*-Art in einer einzigen Probe aus dem Moorboden massenhaft vorkommt, sonst aber fehlt, wenn man von einigen vereinzelt Individuen aus der Randvegetation des Teichs absieht.

*Metopidia oblonga* und eine unbestimmbare Rotatorienart sind dem Moorboden eigen.

Der Teich XVI bietet ein besonderes Interesse dadurch, dass er mehrere Arten, die ich in keinen anderen Gewässern gefunden habe, beherbergt. Ausser den Algen gilt dies vor allem für die Rotatorien, von welchen nicht weniger als 5 Arten nur im Teich XVI gefunden sind, nämlich

*Scaridium longicaudum,*

*Diplax bicarinata,*

*Metopidia oblonga,*

*Metopidia acuminata,*

*Lophocaris oxysternon.*

Gleichzeitig mit der Bedeutung dieses Verhältnisses für die Charakterisierung dieses Gewässers, liefert es auch ein Mittel, zu entscheiden, welche Anforderungen diese Arten an ihre Wohnplätze stellen, und gewährt somit eine Möglichkeit, sie unter den arktischen Süsswasserarten ökologisch zu gruppieren. Ich werde später hierauf zurückkommen (Kap. IV).

Betreffs der Crustaceen steht der Teich XVI in der Zahl der Arten mehreren vorhergehenden Gewässern nach, sicherlich weil ganz andere Faktoren ihre Verbreitung regeln, die u. a. durch die Verbreitungsfähigkeit beschränkt wird, die für die Rotatorien in dieser Hinsicht ziemlich bedeutungslos zu sein scheint. Einige der hier vorkommenden Crustaceen sind aber sowohl durch stärkeren Zuwachs als durch stärkere Vermehrung, verglichen mit den Verhältnissen an anderen Lokalen, gekennzeichnet. Vor allem gilt dies für *Daphnia pulex*.

**Daphnia pulex.**

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 103</b>						
311	$\frac{5.6}{2.55}$	228	65	—	—	
308	$\frac{5.3}{2.55}$	204	68	—	—	Mit 16 Sub-eiern
299	$\frac{5.4}{2.45}$	207	51 abg.	20	10	» 12 » »
292	$\frac{4.7}{2.45}$	204	58	—	—	» — » »
284	$\frac{4.9}{2.35}$	173	53	15	10	» 10 » »
—	—	—	—	—	—	
248	$\frac{4.7}{2.01}$	150	82	23	8	» 8 » »
221	$\frac{4.4}{1.77}$	143	78	20	9	Ohne Eier
217	$\frac{4.1}{1.77}$	139	68	16	7	» » »
214	$\frac{4.4}{1.70}$	139	65	—	—	» » »
194	$\frac{4.1}{1.53}$	99	78	—	—	» » »
177	$\frac{3.8}{1.39}$	105	65	—	—	» » »
150	—	—	61	—	—	» » »
143	$\frac{3.4}{1.09}$	—	65	—	—	» » »

Ad., eph., juv. . . . .	Ad. <sup>1</sup>	—	—
Stacheln d. Abd. . . . .	16	14	10
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . . .	6	6	5
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . . .	8	6	6
A. II 4 . . . . .	67	—	—
A. II 3 . . . . .	77	—	—
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk . . . . .	41	—	—
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	38	—	—
Ovarium . . . . .	Drkgr.	—	—
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	28	—	20

T	S
112	53
105	58
105	58
75	58
75	44
61	34

<sup>1</sup> Mit 34 Sub-eiern.

Bei den zahlreichen Daphnien des Teichs XVI kann man zwei Gruppen, die durch mehrere Charaktere von einander verschieden sind, unterscheiden.

Die erste Gruppe ist sehr einheitlich sowohl betreffs der äusseren Merkmale als der Entwicklungsstufe. Hierher gehören die fünf ersten Exemplare der Tabelle. Von der anderen Gruppe unterscheidet sie sich teils durch die Grösse von  $T$ ,  $\frac{A+B}{V}$ ,  $H$  und  $R$ , teils durch das Stadium der Entwicklung. So ist  $T = 284-311$  und kann eine Länge von 323 erreichen, während in der anderen Gruppe  $T$  nur ausnahmsweise 221 übersteigt. In der ersten Gruppe nähert sich  $\frac{A+B}{V}$   $\frac{1}{5}$  und ist zuweilen noch kleiner, in der zweiten ist  $\frac{A+B}{V}$  selten kleiner als  $\frac{1}{4}$ . In der ersten ist  $H = 173-228$  oder mehr, in der zweiten übersteigt  $H$  niemals 150. In der ersten ist  $R$  niemals kleiner als 10, in der zweiten übersteigt  $R$  niemals 9.

Zu diesen äusseren Merkmalen kommt, dass alle Tiere der ersten Gruppe in den Bruträumen Subitaneier tragen, dieses Stadium eben verlassen haben oder im Begriff stehen, in dasselbe einzutreten. Die Tiere der zweiten Gruppe haben dagegen, mit einer beobachteten Ausnahme, ihre Fortpflanzung noch nicht begonnen.

Diese erste Gruppe betrachte ich als die erste, aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangene Generation. Sie hat schon einen ersten Wurf von Subitaneiern und damit eine zweite Generation gebildet.

Die zweite Gruppe besteht, wenigstens zum grössten Teil (siehe unten), aus dem ersten Wurf dieser zweiten Generation.

Später ist die erste Generation noch einmal zu Subitaneierbildung übergegangen — dem zweiten Wurf. Auf dieser Stufe befindet sie sich jetzt.

Da dieser Entwicklungsverlauf so bedeutend von denjenigen, die wir an den vorhergehenden Lokalen gefunden haben, abweicht, will ich hier einige Beweise, die seine Richtigkeit deutlich zeigen, anführen.

Wäre die vorstehende Darstellung unrichtig, so gäbe es nur eine weitere Möglichkeit, die Verhältnisse dieser Daphnien zu erklären, nämlich dass alle Tiere, mit Ausnahme der kleinsten, einer einzigen Generation und zwar der ersten angehören. Diese Annahme setzt aber voraus, dass die Entwicklung der überwinternden Dauereier noch fort dauert oder eben abgeschlossen ist.

Ein Vergleich mit dem Entwicklungsstandpunkt der übrigen Arten zeigt aber, dass diese Deutung ganz unmöglich ist. So ist z. B. *Chydorus sphericus* schon zur Dauereierbildung übergegangen, seine zweite Generation ist mit anderen Worten wenigstens zum Teil erwachsen. Dasselbe gilt auch von *Macrothrix arctica*. Überhaupt zeigen sämtliche



Arten, dass die Entwicklung schon weit fortgeschritten ist. Bei solchen Verhältnissen anzunehmen, dass die Bildung der ersten Generation noch fort dauert oder eben abgeschlossen ist, ist ganz unmöglich. Die Daphnien des naheliegenden Teichs XVII (siehe unten) zeigen auch, dass die Entwicklung der überwinterten Dauereier auf diesem Lokal schon lange abgeschlossen gewesen muss.

Nur durch die Annahme, dass ausser der ersten noch eine zahlreiche zweite Generation vorkommt, ist es möglich, die grosse Anzahl der Daphnien des Teichs XVI zu erklären. Sehen wir uns nämlich die vorhergehenden Teiche dieses Typus, die wir früher untersucht haben, an, so finden wir, dass die erste Generation dort ziemlich selten ist. Nur wenn die erste Generation durch starke Austrocknung eines grossen Areals in dem kleinen Überrest, der noch Wasser enthält, zusammengeführt ist, wird sie relativ zahlreich. Da eine solche Verminderung des Areals in diesem Fall nicht stattgefunden hat, können wir sogar aus diesem einzigen Grunde die massenhaft auftretenden, jungen Tiere nicht als der ersten Generation angehörend ansehen.

Dass die Subitaneier, die die erste Generation in den Bruträumen trägt, einen zweiten Wurf bilden (und nicht den ersten Wurf einiger verzögerten Tiere), geht deutlich daraus hervor, dass alle ehippien-tragenden Tiere fehlen und so gut wie alle Individuen der ersten Generation jetzt Subitaneier haben. Da eine zahlreiche zweite Generation von zum Teil völlig oder beinahe erwachsenen Tieren vorkommt, ist es nämlich klar, dass zahlreiche Tiere der ersten Generation schon seit langer Zeit Subitaneier gebildet haben. Diese Tiere müssen aber noch immer im Teich vorkommen und können nur diejenigen Individuen sein, die jetzt Subitaneier tragen. Diese Subitaneier müssen also einen zweiten Wurf bilden.

Die erste Generation des Teichs XVI weicht ziemlich beträchtlich von den Daphnien, die wir früher angetroffen haben, ab. So sind sie bedeutend grösser, als diese im allgemeinen gewesen sind (Ausnahme See I), und mit längerem Rostrum und längerer Spina versehen. Die Länge des Rostrums dürfte mit der Gesamtgrösse überhaupt in Zusammenhang stehen. Hiervon abgesehen ist aber auch seine relative Länge grösser als vorher. Bei der ersten Generation anderer Lokale ist die Zahl, die die Körperlänge angibt, 35—50, gewöhnlich 50-mal grösser als die Zahl der Rostrumlänge, hier nur 27—30-mal.

Auf die Spina werde ich später zurückkommen.

Die erste Generation ist auch durch die grosse Anzahl der Subitaneier des zweiten Wurfs gekennzeichnet. Die Eieranzahl eines Weibchens wechselt von 10 bis 36 und beträgt im Durchschnitt 24. Dass auch die Eieranzahl des ersten Wurfs gross gewesen ist, zeigt die grosse Anzahl Tiere der zweiten Generation.

Die erste Generation ist übrigens sehr einheitlich. Beinahe alle

Tiere tragen Subitaneier oder seltener Embryonen in den Bruträumen. Sehr selten kommen Individuen mit einer reichen Subitaneiermasse in den Ovarien vor, bei denen das Übertreten der Eier in die Bruträume also unmittelbar bevorstehend ist. Keine Tiere haben Ephippien gebildet oder zeigen, dass eine Ephippien- und Dauereierbildung bald zu erwarten steht.

Ausser diesen Individuen, die alle in lebhafter Fortpflanzung begriffen sind, gibt es auch einige Daphnien der ersten Generation, die durch Parasitismus (Protozoen oder Algen) steril geworden sind. Die Ovarien sind vollständig resorbiert und alle Teile des Körpers, sowohl Kopf als Abdomen, Antennen, Extremitäten u. s. w., mit solchen Parasiten angefüllt.

Die zweite Generation ist von den Angriffen solcher Parasiten ganz verschont.

Gehen wir weiter zur zweiten Gruppe der Daphnien des Teichs XVI über, so finden wir, dass sie mit der zweiten Generation zusammenfällt (siehe jedoch unten!), oder genauer mit dem ersten Wurf dieser Generation. Es ist jedoch möglich, dass die kleinsten Individuen einem zweiten Wurf angehören, der im allgemeinen nur als Subitaneier oder sehr selten als Embryonen in den Bruträumen der ersten Generation vorkommt. Dass diese zweite Generation in der Regel aus Subitaneiern besteht, spricht jedoch gegen diese Annahme. Diese Frage sicher zu entscheiden ist nicht möglich und übrigens nebensächlich, weil sie die Deutung der Verhältnisse im grossen und ganzen nicht beeinflusst.

In der Tabelle habe ich als eine eigene Gruppe die Tiere ( $T = 112 - 61$ ), die möglicherweise einem zweiten Wurf angehören, aufgeführt.

Die zweite Generation hat im allgemeinen die Fortpflanzung noch nicht begonnen. Nach dem Inhalt der Ovarien zu entscheiden, ob Subitan- oder Dauereierbildung bevorstehend ist, erweist sich als sehr schwierig. Man kann aber in den Ovarien keine Drkgr beobachten, und daher ist eine Subitaneierbildung nicht ausgeschlossen. In einem Falle hat eine solche Subitaneierbildung wahrscheinlich stattgefunden, und dadurch ist eine dritte Generation gebildet worden (Ex.  $T = 248$ ). Man muss jedoch annehmen, dass die zweite Generation in der Regel unmittelbar Dauereier bildet.

Dass die erste Generation nach ihrem zweiten Wurf von Subitaneiern auch zur Dauereierbildung übergeht, zeigen die Drkgr, die schon in den Ovarien vorhanden sind.

Ich habe oben nur beiläufig die Spina und ihre Länge bei diesen verschiedenen Gruppen erwähnt. Wenn man näher zusieht, findet man, dass in der ersten Generation die Spinalänge nur wenig wechselt,  $S = 53 - 68$ , und dass die kleinsten Tiere auch die kürzeste Spina haben. Dieses Verhältnis stimmt vollkommen mit unseren früheren Befunden überein. Da wir auch hier annehmen müssen, dass die kleinsten Tiere

auch die ältesten sind, korrespondiert die Zunahme der Spinalänge vollständig mit der Steigerung der Temperatur, die während der Bildung der ersten Generation stattgefunden haben dürfte.

In der zweiten Generation sind die grössten (ältesten) Tiere durch eine ungewöhnlich lange Spina ausgezeichnet,  $S = 61-82$ . Je kleiner (jünger) die Tiere sind, um so kürzer wird die Spina. Bei den allerjüngsten ist die Spinalänge nur 34.

Die Übereinstimmung zwischen der Spinalänge und dem wahrscheinlichen Temperaturverlauf liegt auf der Hand und bedarf keiner näheren Erörterung.

Man bemerkt hier besonders, dass die Spinen der ersten Generation so lang sind. Alle früheren Beobachtungen sprechen dafür, dass die Spinalänge in keinem näheren Verhältnis zur Körpergrösse steht, und dass sie während des freien Lebens nur unbedeutend zunimmt. Dass eine lange Spina auch kein Rassenmerkmal dieser Daphnien ist, geht daraus hervor, dass die jüngsten Tiere der zweiten Generation eine ziemlich kurze Spina haben.

Es dürfte daher wahrscheinlich sein, dass derselbe Faktor, der die Spinalänge in anderen Fällen regelt, auch hier ausschlaggebend gewesen ist, dass m. a. W. eine ziemlich hohe Temperatur schon bei der Geburt dieser ersten Generation herrschend war. In welcher Weise diese hohe Temperatur hervorgerufen ist, werde ich in einem anderen Zusammenhang zu erklären versuchen (S. 327).

Dass Nahrungsmangel die allmähliche Abnahme der Spinalänge nicht hervorgerufen hat, geht daraus hervor, dass der Darminhalt noch hellgefärbt ist, auf reiche Nahrung deutend. Ohne reiche Ernährung wäre auch sicherlich die sehr starke Subitaneierbildung der ersten Generation ganz unmöglich.

Die Daphnien des Teichs XVI als eine eigene Rasse auszuscheiden ist nicht möglich. Betrachtet man nämlich die Merkmale, die dabei ausschlaggebend sein sollten — Grösse, Spinalänge, Rostrumlänge, Fortpflanzungsverlauf —, so muss man sie als durch eine direkte und zufällige Reaktion auf die günstigen Verhältnisse bedingt ansehen. Sie würden m. a. W. nicht hervortreten, wenn diese Verhältnisse ungünstiger und denen früherer Gewässer gleich wären. Diese günstigen Verhältnisse bestehen wahrscheinlich darin, dass nach einer schnellen Eisschmelze die Temperatur schon früh ziemlich hoch geworden ist, so dass die erste Entwicklung der Daphnien bei einer hohen Temperatur und guter Ernährung stattgefunden hat.

Diese günstigen Verhältnisse haben später fortgedauert. Der Teich empfängt nämlich sein Wasser aus einem ausgedehnten Moorboden, weshalb es auch zu der Zeit des stärksten Abschmelzens klar und untrüb in den Teich gelangt. Dieser Zufluss dauert während der ganzen Vegetationsperiode fort, so dass Austrocknung und dadurch hervorgerufene



ungünstige Verhältnisse ausgeschlossen sind. Er bewirkt auch eine stete Erneuerung des Wassers, und diese Erneuerung geht so langsam vor sich, dass keine für das Plankton schädlichen Wasserströme verursacht werden. Dass die Moosvegetation der Ufer, des Bodens und des oberen Teils des Teichs so reich ist, beweist eher, dass ungewöhnlich günstige Verhältnisse hier herrschen, als dass es für das Plankton als vorteilhaft anzusehen ist.

Fasst man kurz den Entwicklungsverlauf der *Daphnia pulex* im Teich XVI zusammen, so gestaltet sich dieser wie folgt.

Aus den überwinternden Dauereiern geht eine erste Generation von ♀ hervor, die einen ersten Wurf von Subitaneiern (den ersten Wurf der zweiten Generation) und darauf einen zweiten Wurf von Subitaneiern (den zweiten Wurf der zweiten Generation) abliefern und später zu Dauereierbildung übergehen.

Der erste Wurf der zweiten Generation bringt selten(?) einen Wurf von Subitaneiern (der ersten Wurf der dritten Generation) hervor, dürfte aber im allgemeinen unmittelbar Dauereier erzeugen.

Der zweite Wurf der zweiten Generation bildet ganz sicher unmittelbar Dauereier. Dasselbe tut zweifelsohne auch der erste Wurf der dritten Generation.

♂ sind nicht wahrgenommen worden.

Das Schema Typ 2, Kap. III, *D. pulex*, zeigt den Verlauf.

### **Macrothrix arctica.**

Kommt im Teich XVI am allgemeinsten in der Vegetation des oberen Teils vor, ist aber auch hier ziemlich selten. Ausser erwachsenen ♀ mit Subitaneiern oder Embryonen, die deutlich der ersten Generation angehören, sind junge Tiere der zweiten Generation etwas allgemeiner vorhanden.

Die Masse etc. einiger erwachsenen ♀ sind ( $1/100$  mm):

Länge . . . . .	97	92
Höhe . . . . .	69	71
Länge d. A. 1 . . . .	19,5	—
Sub-eier . . . . .	2	9 <sup>1</sup>

Im Moorboden kommt *Macrothrix arctica* nur in der kleinen Wasseransammlung vor und ist hier ziemlich gemein. Die erste Generation hat im allgemeinen die Subitaneierbildung abgeschlossen. Einige Tiere tragen jedoch noch immer Subitaneier oder Embryonen in den Bruträumen,

<sup>1</sup> = Embryonen.

möglicherweise einen zweiten Wurf (vergl. Kap. III). Die zweite Generation besteht teils aus jungen Tieren, teils aus ♀ mit Dauereiern und erwachsenen ♂.

Die Masse etc. einiger Tiere sind:

♀, ♂ . . . . .	♀	♀	♀	♀	♂
Länge . . . . .	106	100	94	57	37
Höhe . . . . .	77	73	63	—	—
Länge d. A. 1 . . . . .	21	22	20	—	—
Sub.-eier . . . . .	15	2	1 <sup>1</sup>	—	—
Dauereier . . . . .	—	—	—	1	—

### *Chydorus sphæricus*.

#### Teich XVI.

Sehr gemein, vor allem in der Vegetation des oberen Teils.

Die erste Generation hat teils Subitaneier oder Embryonen in den Bruträumen, teils Dauereier. Beide Eierarten sind ungefähr gleich gemein. Die meisten Tiere stehen zwischen diesen Stadien und tragen keine Eier. Die zweite Generation ist bedeutend zahlreicher und besteht hauptsächlich aus jungen Tieren. Einige erwachsene ♂ kommen jedoch vor.

Die Retikulierung einiger Tiere ist sehr deutlich, bei anderen aber auf die unteren Teile der Schale beschränkt.

#### Der Moorboden.

*Chydorus sphæricus* ist hier sehr gemein.

Die erste Generation hat in der Regel die Subitaneierbildung abgeschlossen und in mehreren Fällen Dauereier gebildet. Die zweite Generation besteht grösstenteils aus jungen Tieren. Einige Tiere tragen Dauereier, und ♂ kommen allgemein vor.

### *Cyclops crassicaudis*.

Ziemlich gemein in der Probe 119.

Von erwachsenen Tieren habe ich nur ein ♂ beobachtet. Tiere mit 10 Gliedern in A. 1 sind ziemlich gemein. Im übrigen kommen jüngere Tiere und Nauplien nicht selten vor.

Ziemlich gemein in der Probe 122.

<sup>1</sup> = Embryonen.

Ausser einigen erwachsenen Tieren (sowohl ♀ als ♂) kommen jüngere Tiere und Nauplien selten vor. ♀ mit Eiersäckchen fehlen.

Die Masse einiger Tiere sind ( $1/_{100}$  mm):

♀, ♂ . . . . .	♀	♀	♂	♂	♂
Länge mit Furka . . . .	112	92	75	71	68
» der Furkalborsten	41	37	41	36	40

### **Marænobiotus brucei.**

In Probe 119 gemein.

Nur erwachsene Tiere. ♀ und ♂ gleich gemein. Zahlreiche Paare in Kopulation. Keine der Tiere tragen Eiersäckchen.

In Probe 123 sehr gemein.

Die Tiere sind teils völlig, teils nahezu erwachsen. Erwachsene ♂ sind selten. Keine Tiere kopulierend. Junge, Nauplien und Eier fehlen ganz.

### **Eucypris glacialis.**

Kommt in den Vegetationsproben des Teichs sehr selten vor. Nur erwachsene ♀ mit oder ohne Eier habe ich beobachtet.

### **Candona rectangulata.**

Diese Art kommt sowohl in der Vegetation des Teichs und des fliessenden Wassers als im Moorboden mehr oder weniger gemein vor (siehe die Proben). Sowohl junge Tiere als erwachsene Weibchen mit oder ohne Eier sind vorhanden.

### **Polyarthra trigla.**

Kommt sehr gemein in Plankton des Teichs XVI vor.

Zahlreiche Tiere tragen Eier, 1, 2 oder 3 an der Zahl. Welche Eieranzahl am gewöhnlichsten ist, oder wie viele Tiere eiertragend sind, ist unmöglich zu entscheiden, weil von den Tieren massenhaft getrennte Eier in der Probe lose liegen. Alle Eier sind Subitaneier.

Die Länge der Schwimmanhänge wechselt zwischen 115 und 156  $\mu$ , gewöhnlich 140—156  $\mu$ .

Forma *aptera* fehlt im Teich XVI den  $28/7$ .



**Teich XVII** den  $31/7$ .

Dieser Teich liegt ein paar hundert Meter vom Teich XVI entfernt in ca. 50—60 m Meereshöhe. Sein Aussehen kommt dem Teich V, Mimers Tal, ziemlich nahe.

*Grösse*: ca.  $10 \times 30$  m.

*Boden*: Schlammboden, auf welchen die Bodenvegetation m. o. w. weit hinausragt.

*Tiefe*: ca. 15 cm überall.

Die *Ufer* bilden einen rechten Winkel gegen den Boden und sind mit Moos bewachsen.

Die Temperatur des freien Wassers  $8\frac{1}{4}^{\circ}$  C., in der Moosrandvegetation  $8\frac{1}{4}^{\circ}$  C.

Der Teich XVII ist, wie Teich V den  $16/7$ , im Begriff auszutrocknen.

**Probe 129.** — Teich XVII d.  $31/7$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

**Crustacea.**

- c — *Daphnia pulex*.
- + — *Macrothrix arctica*.
- + — *Chydorus sphaericus*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.
- rr — *Marænobiotus brucei*.

**Rotatoria.**

- rr — *Diurella bidens*.
- rr — *Metopidia lepadella*.

rr — *Notholca foliacea*.

rr — Unbest. Art.

**Algen.**

- r—c — Desmidiaceæ (2).
- +—c — Bacillariaceæ.
- rr — Hydrodictyaceæ.
- + — Blaugrüne Algen.
- + — Fadenalgen etc.

**Probe 130.** — Teich XVII d.  $31/7$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

**Crustacea.**

- + — *Macrothrix arctica*.
- c — *Chydorus sphaericus*.
- + — *Cyclops crassicaudis*.
- + — *Marænobiotus brucei*.
- + — *Eucypris glacialis*.
- c — *Candona rectangularata*.

**Rotatoria.**

- rr — *Diurella longistyla*.
- + — *Euchlanis dilatata*.
- rr — *Metopidia lepadella*.
- rr — *Metopidia quadricarinata*.

rr — *Colurella adriatica*.

rr — *Notholca foliacea*.

rr—r — Unbest. Arten (3).

Turbellaria — +.

Nematoda — rr.

Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.

**Algen.**

- r—cc — Desmidiaceæ (3).
- c — Bacillariaceæ.
- r — Hydrodictyaceæ etc.

Die Mischung der Vegetations- und Planktonarten, die in ziemlich hohem Grade für das Planktongebiet kennzeichnend ist, steht zweifelsohne in Zusammenhang mit der Austrocknung und der reichen Bodenvegetation. Die Verteilung der Arten hat im übrigen nichts Bemerkenswertes aufzuweisen.

### *Daphnia pulex.*

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 127.</b>						
297	$\frac{5.6}{2.41}$	187	abg. (27)	22	9	Mit Eph.
284	$\frac{5.3}{2.31}$	180	44	19	12	Mit Parasiten
284	$\frac{5.3}{2.31}$	187	31 (22)	19	11,5	Mit Eph.
267	$\frac{4.9}{2.18}$	163	48 (36)	21	9,5	Eph. abg.
—	—	—	—	—	—	—
214	$\frac{4.4}{1.70}$	119	56 (32)	14	8	Mit Eph.
211	$\frac{4.4}{1.67}$	133	65	—	—	» »
204	$\frac{4.1}{1.63}$	119	61 (42)	—	—	» »
184	$\frac{3.4}{1.50}$	105	61	—	—	Ohne Eph.
177	—	—	65 (44)	—	—	—
146	—	—	56	—	—	Juv.
136	—	—	49	—	—	»
136	—	—	49 (36)	—	—	»
109	—	—	56	—	—	»

Ad., eph., juv. . . . .	Ad.	Eph.
Stacheln d. Abd. . . . .	13	12
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . . .	6	6
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . . .	10	7
A. II 4 . . . . .	65	48
A. II 3 . . . . .	70	54
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk . . . . .	39	37
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	37	29
Ovarium . . . . .	Dauereiermasse	Drkgr.
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	24	20

Unter den Daphnien des Teichs XVII kann man wie gewöhnlich zwei Gruppen unterscheiden. Bei der grössten dieser Gruppen ist  $T = 267-297$ ,  $H = 163-187$ ,  $R = 9-12$ . Bei der kleinsten übersteigt niemals  $T$  214,  $H$  133 und  $R$  8.

Die erste Gruppe bildet die erste Generation, die wie im Teich XVI durch bedeutende Grösse, langes Rostrum und lange Spina gekennzeichnet ist. Im Gegensatz zur ersten Generation des Teichs XVI befindet sie sich im grossen und ganzen in reger Dauereierbildung. Ausnahmen hiervon bilden nur die Tiere, die durch Parasitismus steril geworden sind.

Von den übrigen Tieren (Gruppe 2), die die zweite Generation bilden, tragen eine grosse Anzahl Ephippien und Dauereier. Ungefähr gleich ist die Anzahl der Tiere, die Dauereiermasse in den Ovarien haben und im Begriff stehen, Ephippien zu bilden. Ziemlich zahlreiche Tiere sind noch jung.

Diese Verhältnisse entsprechen sicherlich denjenigen, die wir nach ein paar Wochen im Teich XVI erwarten können, wenn man ausnimmt, dass im Teich XVII ganz sicher kein zweiter Subitaneierwurf und keine dritte Generation gebildet ist.

Wenn man diese zwei Teiche mit einander vergleicht, scheint es ganz sicher, dass die Austrocknung der Faktor ist, der die Daphnien des Teichs XVII genötigt hat, ihre Fortpflanzung so viel früher als die Daphnien des Teichs XVI abzuschliessen. In den beiden Teichen hat eine starke erste Generation durch einen ersten Wurf von Subitaneiern eine zahlreiche zweite Generation gebildet. Die Übereinstimmung geht jedoch nicht weiter. Während die günstigen Verhältnisse im Teich XVI fortbestehen und die erste Generation hier einen zweiten Wurf von Subitaneiern abliefert, beginnt der Teich XVII auszutrocknen und zwingt dadurch die erste Generation unmittelbar Dauereier zu bilden. Die zweite Generation bildet im Teich XVII natürlich unmittelbar Dauereier.

Das Schema Typ 3, Kap. III, *D. pulex*, zeigt den Entwicklungsverlauf.

Was die Variation der Spinalänge anbelangt, so stimmt diese hauptsächlich mit den Verhältnissen im Teich XVI überein, was andeutet, dass ein für diese Teiche gemeinsamer Faktor hierbei ausschlaggebend sein muss. Bei dem bevorstehenden Schalenwechsel sieht man, dass die Spinalänge ziemlich beträchtlich abnimmt. In Parenthese habe ich die Länge der neuen Spinen, die im Inneren der früheren beobachtet werden können, angegeben. Ich komme später hierauf zurück (S. 326).

In allen äusseren Merkmalen stimmen diese Daphnien mit den Daphnien des Teichs XVI überein.

### **Macrothrix arctica.**

Kommt ziemlich gemein im Teich XVII vor.

Ausser erwachsenen ♀ mit Subitaneiern, Embryonen oder Dauereiern kommen ♂ und Junge vor. Die ♀ der ersten Generation sind sehr selten. Sie tragen immer wenige (1) Subitaneier oder Embryonen in den



Bruträumen. Die ♀ der zweiten Generation tragen in der Regel 2 Dauereier, niemals Subitaneier. Man bemerkt besonders, dass die erste Generation so selten ist, und dass sie niemals Dauereier trägt.

Die Masse etc. einiger Tiere sind ( $1/_{100}$  mm):

♀, ♂ . . . . .	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♂
Länge . . . . .	94	73	72	71	71	64	50
Höhe . . . . .	—	—	—	—	—	—	—
Länge d. A. 1 . .	15,5	—	—	—	—	—	—
Sub-eier . . . .	1 <sup>1</sup>	—	—	—	—	—	—
Dauereier . . . .	—	2	2	2	2	—	—

### **Chydorus sphæricus.**

Sehr gemein.

Die Subitaneierbildung scheint ganz abgeschlossen zu sein, und sowohl die erste als die zweite Generation haben gewöhnlich Dauereier gebildet. Die zweite Generation besteht jedoch grösstenteils aus jungen Exemplaren. ♂ sind gemein.

### **Cyclops crassicaudis.**

Ziemlich gemein.

Nur junge Tiere, von denen die grössten beinahe erwachsen sind, kommen vor. Nauplien sind sehr selten.

### **Marænobiotus brucei.**

Ziemlich gemein.

Nur erwachsene Tiere, sowohl ♀ als ♂. Keine Tiere kopulierend oder eiertragend. Keine Junge.

### **Eucypris glacialis.**

Nicht selten. Nur erwachsene ♀ mit Eiern beobachtet.

### **Candona rectangulata.**

Sowohl Junge als erwachsene ♀ mit oder ohne Eier kommen in der Randvegetation gemein vor.

<sup>1</sup> = Embryonen

**Advent Bay d.  $\frac{3}{8}$ ,  $\frac{21}{8}$ — $\frac{22}{8}$ ,  $\frac{21}{8}$  und  $\frac{12}{9}$ .**

Die hier untersuchten Gewässer liegen am südlichen Ufer der Advent-Bay in der Nähe ihres inneren Endes. Hier breitet sich ein ziemlich weites und völlig ebenes Flachland aus, das teils aus feuchtem Moorboden, teils aus nacktem, vegetationsfreiem Boden besteht. Zahlreiche grössere und kleinere Wasseransammlungen befinden sich hier. Latitude  $78^{\circ} 14' 30''$ .

Das Gebiet gehört dem südlichen, inneren Teil des Eisfjords an und hat ein günstiges, kontinentales Fjordklima.

**Teich XVIII d.  $\frac{3}{8}$ ,  $\frac{21}{8}$  und  $\frac{24}{8}$ .**

Der Teich XVIII liegt weiter gegen das Fjordende hinein als die übrigen Gewässer.

*Grösse:* ca.  $150 \times 300$  m.

*Tiefe* nahe dem Ufer etwa 25 cm.

*Boden:* Schlamm Boden, senkt sich sehr langsam nach aussen.

Die *Ufer* gegen den Boden winkelrecht abgesetzt, mit Moosvegetation.

*Zu- und Abflüsse:* Empfängt das Wasser aus dem höher liegenden Moorboden. Der Teich hat einen reichen, schnell fliessenden Abfluss mit Schlamm Boden. Boden und Ufer zum Teil mit Moosvegetation bewachsen.

Den  $\frac{3}{8}$ .

Die *Temperatur* in freiem Wasser  $11\frac{1}{2}^{\circ}$  C., in der Moosvegetation  $11\frac{3}{4}^{\circ}$  C.

**Probe 133.** — Teich XVIII d.  $\frac{3}{8}$ . Im freien Wasser in der Nähe des Ufers. Netz Nr. 9.

Crustacea.

Diptera.

cc — *Daphnia pulex*.

r — *Chironomus*-Larven.

rr — *Chydorus sphaericus*.

r — *Eurytemora raboti*.

Die Probe 135, die mit dem Netz Nr. 25 genommen war, war ausgetrocknet, weshalb Angaben über die Rotatorien und andere Kleintiere fehlen. Die Probe 133 wurde ganz in der Nähe des Ufers genommen, weil die Daphnien hier in grösster Anzahl vorkommen (siehe

unten!). Die Probe enthält auch zahlreiche Protozoen (cc), die an den Daphnien befestigt gewesen sind.

**Probe 136.** — Teich XVIII d.  $\frac{3}{8}$ s. In der Randvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- r — *Daphnia pulex*.
- rr — *Macrothrix arctica*.
- r — *Chydorus sphaericus*.
- r — *Eurytemora raboti*.
- rr — *Cyclops crassicaudis*.
- rr — *Candona rectangulata*.

Rotatoria.

- rr — *Diaschiza gibba*.
- r — *Euchlanis dilatata*.
- rr — Unbest. Art.

Turbellaria — rr.

Diptera.

- rr — *Chironomus*-Larven.

Algen.

- rr—r — Desmidiaceæ (8).
- r—c — Bacillariaceæ (7).
- c — Blaugrüne Algen etc.

Die Proben 133 und 136 gestatten keinen näheren Vergleich zwischen Plankton- und Vegetationsgebiet. Man bemerkt jedoch, dass *Daphnia pulex* auch in der Probe 136 vorkommt, was natürlich damit in Zusammenhang steht, dass sie in der Nähe des Ufers angehäuft ist, wodurch man es nicht vermeiden konnte, bei dem Vegetationsfang einige Tiere mit in das Netz zu bekommen.

Den  $\frac{21}{8}$ s.

Die Verhältnisse unverändert. Die Daphnien massenhaft in nächster Nähe des Ufers angehäuft. Die Temperatur im freien Wasser 5° C.

**Probe 226.** — Teich XVIII d.  $\frac{21}{8}$ s. Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- c — *Daphnia pulex*.
- rr — *Chydorus sphaericus*.
- c — *Eurytemora raboti*.

Rotatoria.

- cc — *Polyarthra trigla*.

Nematoda — rr.

Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

Algen.

- r — Bacillariaceæ (1).
- rr — Hydrodictyceæ (1).



**Probe 225.** — Teich XVIII d.  $21/8$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- + — *Daphnia pulex*.  
 c — *Daphnia pulex*, Ephip-  
 pien.  
 c — *Chydorus sphaericus*.  
 r — *Eurytemora raboti*.  
 rr — *Cyclops crassicaudis*.  
 rr — *Marænobiotus brucei*.  
 rr — *Candona rectangulata*.

## Rotatoria.

- + — *Polyarthra trigla*.

## Algen.

- r—+ — Desmidiaceæ (6).  
 r—c — Bacillariaceæ (5).  
 rr — Prasiolaceæ.  
 + — Blaugrüne Algen.

**Probe 247.** — Teich XVIII d.  $24/8$ . Im Ausfluss. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- Daphnia pulex*.  
*Chydorus sphaericus*.  
*Eurytemora raboti*.  
*Cyclops crassicaudis*.

## Rotatoria.

- Polyarthra trigla*.  
 Unbest. Art.

## Diptera.

- Chironomus*-Larven.

## Algen.

Die Probe 246, die in der schlammigen Moosvegetation des Ausflusses genommen ist, enthält hauptsächlich sehr zahlreiche Algen (und Algenskelette), die darin stecken geblieben sind.

**Daphnia pulex.**

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 133</b>						
325	$\frac{40}{265}$	211	65 (48)	—	—	Mit Eph. (20 Abd.-Stach.)
313	$\frac{58}{255}$	204	61 (48)	24	11	» » (19 » » )
301	$\frac{56}{245}$	203	51 (41)	20	10	» » (18 » » )
280	$\frac{49}{231}$	194	58 (48)	—	—	» » (18 » » )
263	$\frac{49}{214}$	177	44 (34)	—	—	» »
226	$\frac{46}{180}$	146	61	—	—	» » (17 » » )
223	$\frac{46}{177}$	—	48 (39)	—	—	» »
223	$\frac{46}{177}$	—	54 (46)	—	—	» »
221	$\frac{44}{177}$	—	46 (37)	—	—	» »
214	$\frac{44}{170}$	139	54	—	—	» »
211	$\frac{44}{167}$	133	48 (37)	—	—	» »

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	
<b>Probe 132</b>				
235	$\frac{48}{187}$	150	51	Mit 7 Sub.-Eier.
231	—	—	31	» 8 » »
224	$\frac{44}{180}$	146	37	» 5 » »
221	$\frac{43}{178}$	146	31	» 4 » »

Ad., eph., juv. . . . .	Eph. <sup>1</sup>	Eph. <sup>2</sup>
Stacheln d. Abd. . . . .	17	16
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . . .	6	5
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . . .	5	7
A. II 4 . . . . .	68	49
A. II 3 . . . . .	75	54
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk	42	30
A. II 3:s 2. u 3. Glied . . . . .	39	29
Ovarium . . . . .	Drkgr.	Drkgr.
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	—	—

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 216 (224)</b>						
318	$\frac{60}{258}$	—	48	—	—	Mit Eph.
308	$\frac{60}{248}$	—	44 (24)	—	—	» »
303	$\frac{58}{245}$	—	34	—	—	» »
294	$\frac{56}{238}$	201	37	23	9	» »
245	$\frac{51}{194}$	—	39	—	—	» »
241	$\frac{47}{194}$	—	41	—	—	» »
238	$\frac{51}{187}$	—	43	—	—	» »
238	$\frac{51}{187}$	—	41	—	—	» »
235	$\frac{48}{187}$	—	41	—	—	» »
224	$\frac{47}{177}$	—	39	—	—	» »
211	$\frac{41}{170}$	—	56	—	—	» »

<sup>1</sup> Erste Generation.<sup>2</sup> Zweite Generation.

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	
<b>Probe 223 (226)</b>				
214	$\frac{4.4}{1.76}$	—	41	Mit Eph.
211	$\frac{4.1}{1.76}$	163	65	Ohne Eph.
163	$\frac{3.4}{1.29}$	85	31	Juv.
163	$\frac{3.7}{1.26}$	92	37	»
163	$\frac{3.7}{1.26}$	—	37	»
146	—	—	44	»
109	$\frac{2.7}{8.2}$	—	41	»

Den  $\frac{3}{8}$  kann man im Teich XVIII (Probe 133) zwei von einander scharf verschiedene Grössengruppen von Daphnien unterscheiden. In der einen ist  $T = 263-325$ , in der anderen ist  $T = 211-226$ .

Wie im Teich XVI (u. a.) muss man offenbar annehmen, dass die grössten der ersten, die kleinsten der zweiten Generation angehören, und findet dann, dass sowohl die erste als die zweite Generation in der Regel Dauereier gebildet haben. Da ich früher gefunden habe, dass die Ephippienbildung der ersten Generation schon unmittelbar, nachdem die Subitaneier aus dem Brutraum abgeliefert sind, eintritt und folglich lange, bevor die aus den Subitaneiern hervorgegangene zweite Generation Zeit gehabt hat, Ephippien zu bilden, beendet sein dürfte, muss man eine eigene Erklärung dafür suchen, dass die Ephippienbildung bei den Generationen hier völlig gleichzeitig ist.

Es ist da möglich, dass die erste Generation ihr zweites Ephippium trägt, während die zweite ihr erstes hat. Davon abgesehen, dass dies so früh während der Vegetationsperiode nicht wahrscheinlich ist, gibt es einige Tatsachen, die für eine andere Erklärung sprechen.

In der Probe 133 kommen nämlich einige wenige Tiere vor, die von den übrigen beträchtlich abweichen. Ein paar dieser Tiere zeigen durch ihre Grösse und ihr übriges Aussehen, dass sie der ersten Generation angehören. Sie tragen aber im Gegensatz zu den übrigen Subitaneiern in den Bruträumen. Ausserdem kommen einige wenige Exemplare vor, die zweifelsohne der zweiten Generation angehören (s. Tab. Probe 132)<sup>1</sup> und mit Subitaneiern in den Bruträumen versehen sind. Ihre Subitaneier sind weniger als diejenigen der ersten Generation.

Man bemerkt weiter, dass jüngere Tiere und Tiere in anderen Stadien als die oben beschriebenen ganz fehlen.

Da Subitaneier noch vorkommen können, ist es sehr wahrscheinlich, dass die Ephippien der ersten Generation nicht die zweiten sind, was auch daraus hervorgeht, dass lose Ephippien in der Vegetation fehlen.

<sup>1</sup> Probe 132 = Probe 133 genommen.



Der nachstehende Entwicklungsverlauf scheint mir aus folgenden Gründen der tatsächliche zu sein.

Die erste Generation hat früh im Sommer einen ersten Wurf von Subitaneiern (= den ersten Wurf der zweiten Generation) abgeliefert, und darauf unmittelbar einen zweiten Wurf von Subitaneiern (= den zweiten Wurf der zweiten Generation) gebildet. Erst später fängt die erste Generation an, Dauereier und Ephippien zu bilden. Ganz vereinzelte Tiere gehen aber nicht zu Ephippienbildung über, sondern bilden einen dritten Wurf von Subitaneiern (= den dritten Wurf der zweiten Generation).

Inzwischen wächst der erste Wurf der zweiten Generation heran und beginnt seine Fortpflanzung gleichzeitig damit, dass die erste Generation zur Ephippienbildung übergeht. Die zweite Generation bildet in der Regel unmittelbar Ephippien und Dauereier. Nur vereinzelte Exemplare liefern einen ersten Wurf von Subitaneiern (= den ersten Wurf der dritten Generation).

So weit ist die Entwicklung am  $\frac{3}{8}$  fortgeschritten.

Finden wir nun diese verschiedenen Generationen und Würfe in den Proben 132 und 133 wieder?

Wir haben eine erste Generation gefunden, die teils und im allgemeinen Ephippien (Nr. 1) trägt, teils und sehr selten Subitaneier (den dritten Wurf der zweiten Generation) hat. Weiter finden wir eine zweite Generation (den ersten Wurf der zweiten Generation), die in der Regel ephippientragend (Nr. 1) ist, die aber selten Subitaneier (den ersten Wurf der dritten Generation) trägt.

Die Tiere des zweiten Wurfs der zweiten Generation fehlen aber ganz.

Dieses Verhältnis, das der oben gegebenen Darlegung zu widersprechen scheint, erhält seine Erklärung durch einen Vergleich mit den am  $\frac{21}{8}$  genommenen Proben.

In der Probe 219 (224), die in derselben Weise wie die Probe 133 genommen ist, nämlich in einer schwarmförmigen Anhäufung von Daphnien in nächster Nähe des Ufers, kommen nur erwachsene und ephippientragende Tiere vor. Die Probe 223 (226), die ausserhalb dieses Schwarms genommen wurde, enthält aber ausser Tieren, die sich in demselben Entwicklungsstadium wie in der Probe 219 befinden, auch ziemlich zahlreiche Exemplare, die noch nicht Ephippien gebildet haben und grösstenteils Junge sind.

Hieraus geht hervor, dass die Probe 219 allein kein zuverlässiges Bild von den Daphnien des Teichs am  $\frac{21}{8}$  abgibt, da die schwarmförmige Anhäufung nur aus erwachsenen und ephippientragenden Tieren besteht.

Man dürfte berechtigt sein, hieraus zu schliessen, dass, obwohl in den Proben 132 und 133, die in einer schwarmförmigen Anhäufung von erwach-

senen und ehippientragenden Tieren genommen ist, keine anderen Stadien vorkommen, solche dennoch im Teich XVIII am  $\frac{3}{8}$  vorhanden sein müssen. Der zweite Wurf der zweiten Generation kommt mit anderen Worten nur als Junge am  $\frac{3}{8}$  im Teich vor und nimmt an dem aus erwachsenen und ehippientragenden Tieren bestehenden Schwarm keinen Teil. Sie fehlen daher in diesen Proben ganz.

Aus den Tabellen geht hervor, wie weit die Entwicklung am  $\frac{21}{8}$  fortgeschritten ist. Die erste Gruppe in der Tabelle ( $T = 318-294$ ) ist die erste Generation. Die zweite Gruppe dieser Tabelle ( $T = 245-224$ ) ist der erste Wurf der zweiten Generation, der seit dem  $\frac{3}{8}$  herangewachsen ist.

Die Exemplare in der Tabelle mit  $T = 211-214$  dürften aber der zweite Wurf der zweiten Generation sein, die in den Proben 132 und 133 fehlte, während die Tiere in der Tabelle, die  $T = 109-163$  haben, teils als der dritte Wurf der zweiten Generation, teils als die dritte Generation anzusehen sind.

Seit dem  $\frac{3}{8}$  haben also die erste Generation und der erste Wurf der zweiten Generation ihre ersten Ehippien abgeliefert (sie finden sich jetzt massenhaft in der Moosrandvegetation befestigt) und tragen wieder Ehippien (Nr. 2). Der zweite Wurf der zweiten Generation steht eben im Begriff, Ehippien zu bilden, oder hat schon Ehippien (Nr. 1) gebildet. Der dritte Wurf der zweiten Generation nebst der dritten Generation besteht noch aus jungen, noch nicht fortpflanzungsfähigen Tieren, die wahrscheinlich während der Vegetationsperiode nicht soweit kommen, ihre Fortpflanzung abzuschliessen, und daher sterben, ohne irgend welche Eier zu bilden.

Das Schema Typ 1, Kap. III, *D. pulex*, zeigt den Entwicklungsverlauf.

Die Spina der Daphnien des Teichs XVIII ist am  $\frac{3}{8}$  (Probe 133) bei den ehippientragenden Tieren der beiden Generationen ungefähr gleich lang. Bei der ersten Generation ist  $S = 44-65$ , bei der zweiten ist  $S = 46-61$ .

Man sollte jedoch erwarten, dass die Tiere der zweiten Generation während einer höheren Temperatur geboren und darum mit längeren Spinen versehen sein müssten, in Übereinstimmung mit dem, was wir früher gefunden haben.

Hierzu ist aber zu bemerken, dass sämtliche Tiere vor der Ehippienbildung ihre Schalen abgeworfen haben, und dass während dieser Zeit die Temperatur sicherlich zu sinken begonnen hat, weshalb die Spinen bei diesem Schalenwechsel wahrscheinlich ihre Länge vermindert haben. Die jetzigen Spinalängen sind also nicht die anfänglichen und sind nicht von der Temperatur, die während der Embryonalentwicklung dieser Tiere herrschte, abhängig.

Dass die Spinalänge sich bei dem Schalenwechsel bei sinkender Temperatur tatsächlich vermindert, geht aus diesen Proben deutlich hervor. Schon vor dem Schalenwechsel kann man eine neue Spina unter der alten wahrnehmen. Bei einigen Tieren den  $\frac{3}{8}$  mit 44, 51, 58, 61 und 65 langen Spinen kann man unter diesen Spinen von resp. 34, 41, 48, 48 und 48 sehen. Dass diese Spinen nicht nach dem Schalenwechsel weiter wachsen, geht daraus hervor, dass wir den  $\frac{21}{8}$ , nachdem der Schalenwechsel stattgefunden hat, finden, dass die gewöhnlichen Spinalängen der ersten Generation 37, 44 und 48 sind.

Bei der zweiten Generation sind die Spinalängen den  $\frac{3}{8}$  44, 48, 48, 54 mit 37, 37, 39 und 46 langen Spinen darunter. Den  $\frac{21}{8}$  ist die Spinalänge der zweiten Generation 34, 39, 39, 41.

In der Tabelle Probe 223 findet sich ein Individuum des zweiten Wurfs der zweiten Generation, das durch eine ungewöhnlich lange Spina gekennzeichnet ist,  $S = 65$ . Dies rührt offenbar daher, dass dieses Tier noch kein Ephippium gebildet hat, das heisst, dass es nicht wie die übrigen Tiere dieses Wurfs Gelegenheit gehabt hat, bei dem der Ephippienbildung vorausgehenden Schalenwechsel die Spina zu vermindern?

Die kleineren Spinen des dritten Wurfs der zweiten Generation wie auch diejenigen bei der dritten Generation stimmen mit der niedrigeren Temperatur während ihrer Entwicklungszeit überein.

Die obige Darstellung hat gezeigt, dass im Fortpflanzungszyklus dieser Daphnien eine ungewöhnlich grosse Anzahl von Generationen und Würfen auftreten. Früher haben wir nur im Teich XVI etwas Gleichartiges gefunden. Berücksichtigen wir, dass die Proben dort früher im Sommer genommen wurden, so glaube ich, dass wir eine vollständige Übereinstimmung erhalten. Ob diese Übereinstimmung auch weiter fort-dauern wird, so dass im Teich XVI eine dritte Generation etc. gebildet wird, ist natürlich unmöglich mit Sicherheit zu entscheiden. Siehe jedoch S. 310!

Man bemerkt besonders, dass die Übereinstimmung zwischen den Daphnien dieser Gewässer nicht nur auf die Anzahl der Generationen und Würfe beschränkt ist. In diesen beiden Gewässern finden wir auch eine grosse erste Generation mit langen Spinen, während die erste Generation der anderen Gewässer durch eine kurze Spina und geringere Grösse gekennzeichnet ist (siehe jedoch See I!). Die Übereinstimmung ist in der Tat so gross, dass die Masse eines Exemplars aus dem einen Gewässer den Massen eines Exemplars aus dem anderen völlig entsprechen, wenn man davon absieht, dass die Spinen im Teich XVIII kürzer sind. Dies rührt aber, wie ich oben hervorgehoben habe, daher, dass hier ein weiterer Schalenwechsel stattgefunden hat.



Bei der Besprechung des Teichs XVI nahmen wir an, dass die dank einer früh eintretenden hohen Temperatur und reichlicher Ernährung dort besonders günstigen Verhältnisse die bedeutende Grösse und die grosse Spinallänge verursacht hatten, während reicher Vorrat von frischem Wasser und dadurch bedingte reiche Ernährung während eines grossen Teils des Sommers die Bildung zahlreicher Subitaneierwürfe ermöglichte.

Können wir im Teich XVIII Stützpunkte für eine gleichartige Annahme ausfindig machen?

Ein Vergleich dieser Teiche zeigt, dass sie in einer für diese Verhältnisse sehr wichtigen Hinsicht mit einander übereinstimmen. Sie haben beide einen reichlich fliessenden Ausfluss, der von einem reichen Zufluss aus dem umgebenden Moorboden herrührt. Beides hat zur Folge, dass die durch Austrocknung und stagnierendes Wasser hervorgerufenen ungünstigen Verhältnisse, die ihrerseits eine frühzeitige Dauereierbildung verursachen, ausgeschlossen sind. Die Erklärung der zahlreichen Subitaneierwürfe dürfte somit gefunden sein.

Die frühe hohe Temperatur ist aber schwerer sicher nachzuweisen. Es dürfte jedoch nicht übereilt sein, diese gerade mit dem Ausfluss und der dadurch hervorgerufenen und ihn hervorrufenden Wasserströmung in Zusammenhang zu bringen. Bei Beginn der Vegetationsperiode schmilzt das Eis zuerst in der Nähe der Ufer, und das Wasser wird hier ziemlich rasch auf eine relativ hohe Temperatur erwärmt. Dieses Stadium finden wir im See I den  $10/7$  mit  $4^{\circ}$  C. im freien Wasser in der Nähe des Ufers und  $11\frac{1}{2}^{\circ}$  C. unter dem Eise. Wird nun durch den Strom das Wasser in Bewegung gesetzt, so kommt das erwärmte Uferwasser mit dem Eise in Berührung. Das Abschmelzen wird dadurch beschleunigt, und nach dem Abschmelzen bekommt das ganze Gewässer schnell eine ziemlich hohe Temperatur. Wir müssen annehmen, dass es in dieser Weise in den Teichen XVI und XVIII zugegangen ist.

### *Chydorus sphæricus.*

Gemein im Teich XVIII. Den  $3/8$  hat im allgemeinen die erste Generation die Subitaneierbildung abgeschlossen und Dauereier gebildet. Die zweite Generation ist grösstenteils erwachsen und hat oft Dauereier. ♂ sind sehr gemein, gemeiner als alle übrigen Exemplare zusammen.

Den  $21/8$  ist die Subitaneierbildung ganz abgeschlossen und ist dies offenbar seit einer ziemlich langen Zeit gewesen, da junge Tiere ganz fehlen. Die Dauereierbildung dauert noch fort. ♂ sind selten.

### *Eurytemora raboti.*

Den  $3/8$  kommen nur erwachsene Exemplare, sowohl ♀ als ♂, vor. ♂ ein wenig zahlreicher. Einige ♀ tragen Spermatophoren und Eier.

Den  $^{21}/_8$  kommen erwachsene Tiere, ♀ und ♂, ungefähr ebenso gemein wie den  $^3/_8$  vor. Die ♀ haben Eier im Innern des Körpers, aber nicht Eiersäckchen. Einige tragen Spermatophoren. Es sind sicherlich dieselben erwachsenen Tiere, die den  $^3/_8$  vorhanden waren, und sie stehen jetzt im Begriff, neue Eier zu bilden. Nauplien und Junge sind gemein. Von den Jungen kommen alle Stadien bis nahezu Erwachsene vor.

### **Candona rectangulata.**

Den  $^3/_8$  sind nur Junge, den  $^{21}/_8$  nur erwachsene ♀ mit Eiern vorhanden.

Die übrigen Crustaceen sind so selten (rr), dass man keine Schlussfolgerungen betreffs ihrer Fortpflanzung etc. ziehen kann.

### **Polyarthra trigla.**

Kommt aus oben (S. 319) angegebenen Gründen in den Proben den  $^3/_8$  nicht vor.

Den  $^{21}/_8$  ist sie gemein und befindet sich in Subitaneieierbildung.

### **Teich XIX d. $^3/_8$ .**

Dieser Teich liegt nur einige zehn Metern von dem Teich XVIII entfernt und stimmt mit diesem in seinem Aussehen überein. Er ist nur ein wenig kleiner und entbehrt einen Ausfluss.

Die Temperatur im freien Wasser  $11\frac{1}{2}^{\circ}$  C., in der Moosrandvegetation  $11\frac{1}{2}^{\circ}$  C.

**Probe 140.** — Teich XIX d.  $^3/_8$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

#### **Crustacea.**

- c — *Daphnia pulex*.
- r — *Macrothrix arctica*.
- r — *Chydorus sphaericus*.
- cc — *Eurytemora raboli*.

#### **Rotatoria.**

- + — *Polyarthra trigla*.
- + — *Mytilina mucronata*.
- c — *Notholca foliacea*.

#### **Diptera.**

- + — *Chironomus*-Larven.

#### **Algen.**

- rr — *Cosmarium*.
- rr — Blaugüne Algen.

**Probe 141.** — Teich XIX d.  $\frac{3}{8}$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- r — *Daphnia pulex*.  
 r — *Macrothrix arctica*.  
 r — *Chydorus sphaericus*.  
 c — *Eurytemora raboti*.  
 rr — *Cyclops crassicaudis*.  
 + — *Marænobiotus brucei*.  
 r — *Candona rectangulata*.

## Nematoda.

## Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

## Algen.

- rr — Peridiniaceæ.  
 r—+ Desmidiaceæ (4).  
 r — Bacillariaceæ.

## Rotatoria.

- r — *Mytilina mucronata*.  
 c — *Notholca foliacea*.  
 r — Unbest. Art.

**Daphnia pulex.**

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	R	
<b>Probe 138</b>					
235	$\frac{41}{194}$	139	14	—	Ohne Eph.
218	—	136	14	—	» »
211	—	—	17	—	» »
199	$\frac{39}{160}$	129	10	6	Eph. abg.
197	$\frac{37}{160}$	133	9	6	Mit. Eph.
189	$\frac{36}{153}$	126	16	—	» »
184	—	—	10	—	Ohne »
180	$\frac{37}{143}$	119	8	6	Mit »
112	$\frac{26}{86}$	65	17	—	Juv.
99	—	—	29	—	»
78	—	—	37	—	»

Unter den Daphnien des Teichs XIX kann man wie gewöhnlich zwei Gruppen unterscheiden, die durch ungleiche Grösse (T, H etc.) und ungleiche Entwicklung von einander abweichen.

Die grössere Gruppe, die der ersten Generation entspricht, variiert ziemlich stark in diesen beiden Hinsichten. Man kann in derselben zwei Unterabteilungen unterscheiden, von denen die erste Tiere mit T = 211 — 235 und ohne Ehippien umfasst. Sowohl ihre Grösse als das Fehlen der Ehippien beruht darauf, dass sie von parasitischen Algen angegriffen



sind (vergl. S. 310), die durch Zerstörung der Ovarien die Tiere steril gemacht haben. Es scheint, als ob die Kraft, die bei den normalen Tieren zur Eierbildung gebraucht wird, bei den sterilen ganz für den Zuwachs verwendet werden könnte. Weiter unten werde ich andere Beispiele dafür beibringen.

Die zweite Gruppe der ersten Generation umfasst Tiere mit  $T = 180-198$ . Diese tragen sämtlich Ephippien, stehen im Begriff solche zu bilden oder haben eben die Ephippien abgegeben. Sie bilden die normale erste Generation, die nach einer Subitaneierbildung (dem ersten Wurf der zweiten Generation) zur Dauereierbildung übergegangen ist.

Die kleineren Daphnien,  $T = 78-112$ , sind der erste Wurf der zweiten Generation. Sie sind noch nicht erwachsen.

Da die Daphnien des Teichs XIX in allen Hinsichten mit den Daphnien des Teichs XX übereinstimmen, schiebe ich ihre weitere Behandlung ein wenig auf (S. 332 u. f.).

### **Macrothrix arctica.**

Ziemlich gemein. Die erste Generation hat noch Embryonen in den Bruträumen. Die zweite Generation ist zum Teil im Begriff, Dauereier zu bilden (Dauereiermasse in den Ovarien), zum Teil besteht sie aus ♂ und Jungen. Ein einziges Ephippium mit zwei Eiern zeigt, dass die geschlechtliche Fortpflanzung einige Zeit angedauert hat.

Die Masse einiger Exemplare sind ( $1/100$  mm):

♀, ♂	♀	♀	♀	♂	♂
Länge . . . . .	102	92	67	46	42
Höhe . . . . .	66	53	—	—	—
Länge d. A. 1 . . . . .	29	18,5	—	—	—
Sub-eier . . . . .	4 <sup>1</sup>	5 <sup>1</sup>	—	—	—
Dauereier . . . . .	—	—	—	—	—

### **Chydorus sphæricus.**

Selten. Die erste Generation hat die Subitaneierbildung noch nicht abgeschlossen. Im allgemeinen hat jedoch die Dauereierbildung begonnen. Auch die zweite Generation dürfte begonnen haben Dauereier zu bilden. Von dieser kommen übrigens ♂ und Junge vor.

<sup>1</sup> = Embryonen.

**Eurytemora raboti.**

Gemein. Alle Tiere sind völlig oder nahezu erwachsen. Aber keine ♀ tragen Spermatophoren oder Eier. Junge und Nauplien fehlen.

**Cyclops crassicaudis.**

Kommt so selten vor, dass man keine sicheren Schlussfolgerungen ziehen kann.

**Marænobiotus brucei.**

Ziemlich gemein. Nur erwachsene ♀ und ♂ sind vorhanden. Einige Tiere kopulierend. Die ♀ mit gefüllten Ovarien, der Inhalt jedoch nicht aufgeteilt.

**Candona rectangulata.**

Selten.

**Teich XX d.  $\frac{3}{8}$  und  $\frac{21}{8}$ .**

Dieser Teich ist von demselben Typus wie die beiden vorigen und liegt in der Nähe derselben.

Den  $\frac{3}{8}$  wurden nur ein paar Proben im freien Wasser genommen.

Den  $\frac{21}{8}$  sowohl im freien Wasser als in der Randvegetation.

Die Temperatur war den  $\frac{21}{8}$   $5^{\circ}$  C. im freien Wasser.

**Probe 143.** — Teich XX d.  $\frac{3}{8}$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

**Crustacea.**

cc — *Daphnia pulex*.

r — *Macrothrix arctica*.

cc — *Chydorus sphaericus*.

c — *Eurytemora raboti*.

rr — *Cyclops crassicaudis*.

rr — *Mytilina mucronata*.

+ — *Notholca foliacea*.

**Diptera.**

r — *Chironomus*-Larven.

**Algen.****Rotatoria.**

c — *Polyarthra trigla*.

r — *Desmidiaceæ* (2).

rr — *Hydrodictyceæ*.

Probe 230. — Teich XX d.  $2\frac{1}{8}$ /s. Im freien Wasser. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- c — *Daphnia pulex*.  
 + — *Chydorus sphaericus*.  
 cc — *Eurytemora raboti*.  
 r — *Maranobiotus brucei*.

Rotatoria.

- ccc — *Polyarthra trigla*.

Turbellaria — rr.

Probe 231. — Teich XX d.  $2\frac{1}{8}$ /s. In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.

- r — *Daphnia pulex*.  
 rr — *Macrothrix arctica*.  
 cc — *Chydorus sphaericus*.  
 c — *Eurytemora raboti*.  
 rr — *Cyclops crassicaudis*.  
 rr — *Maranobiotus brucei*.  
 rr — *Candona rectangulata*.

Turbellaria — r.

Nematoda — rr.

Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven

Algen.

- rr — Desmidiaceæ.  
 rr — Bacillariaceæ.  
 r — Hydrodictyaceæ.  
 + — Fadenalgen.  
 + — Blaugrüne Algen, Sporenstadien etc.

Rotatoria.

- r — *Polyarthra trigla*.  
 + — *Mytilina mucronata*.  
 r — *Metopidia lepadella*.  
 r — *Notholca foliacea*.  
 rr — Unbest. Art.

### *Daphnia pulex*.

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 144</b>						
258	$\frac{47}{317}$	167	18	13	6	Ohne Eph.
253	$\frac{46}{307}$	156	22	—	6	» »
228	$\frac{44}{184}$	143	14	13	5,5	Mit »
219	$\frac{42}{177}$	146	15	13	5,5	» »
150	—	—	32	—	—	Juv.
146	—	—	32	—	—	»
139	—	—	41	—	—	»
139	—	—	27	—	—	»
136	—	—	37	—	—	»
133	—	—	37	—	—	»
133	—	—	34	—	—	»
126	—	—	41	—	—	»
105	—	—	32	—	—	»



Ad., eph., juv. . . . .	Eph.	Ad.
Stacheln d. Abd. . . . .	17	19
Stacheln d. Abd.-klaue, gr. . . . .	7 <sub>1</sub>	4 <sub>1</sub>
Stacheln d. Abd.-klaue, kl. . . . .	9	11
A. II 4. . . . .	50	52
A. II 3. . . . .	59	62
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk . . . . .	37	40
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	29	31
Ovarium . . . . .	Drkgr.	—
Länge d. Abd.-klaue . . . . .	26	28

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 230</b>						
262	$\frac{44}{218}$	150	0	—	4	Ohne Eph.
248	$\frac{44}{204}$	—	17	—	—	» »
228	$\frac{44}{184}$	158	7	16	6	Mit »
175	—	—	24	—	—	Ohne »
173	$\frac{37}{186}$	—	19	—	—	Mit »
167	—	—	15	—	—	» »
150	—	—	27	—	—	Ohne »

Im Teich XX treffen wir den  $\frac{3}{8}$  eine Gruppe von Daphnien, T = 219—258, an, die deutlich die erste Generation bildet. In dieser kann man wie im Teich XIX zwei Untergruppen unterscheiden, von denen die kleinere, T = 219—228, Ephippien gebildet hat, die grössere, T = 253—258, durch Parasitismus steril ist. Ausser diesen kommt eine ziemlich zahlreiche zweite Generation vor, die in der Grösse nur wenig wechselt, T = 105—150. Alle Tiere der zweiten Generation sind jung.

Die Verhältnisse stimmen also mit denjenigen im Teich XIX den  $\frac{3}{8}$  vollkommen überein.

In der Probe 230 den  $\frac{21}{8}$  finden wir diese Daphnien auf einer späteren Stufe wieder. Die von Parasiten angegriffenen Tiere sind selten. Sie sind wahrscheinlich im allgemeinen gestorben. Die übrigen Tiere der ersten Generation tragen ihr zweites Ephippium und haben bei dem dieser Ephippienbildung vorausgehenden Schalenwechsel die Spinalänge vermindert.

Von der zweiten Generation hat eine kleinere Anzahl schon Ephippien gebildet (Nr. 1). Der grösste Teil derselben hat keine Ephippien, sie

zeigen aber durch die Dauereiermasse der Ovarien, dass sie bald solche bilden werden. Vor allem (vielleicht nur) die Tiere, die Ephippien gebildet haben, haben ihre Spinalängen sehr beträchtlich vermindert. Vergl. die Tabellen!

Die Daphnien der Teiche XIX und XX haben einige gemeinsame Züge, die bemerkenswert sind, auch wenn sie nicht als ausreichend angesehen werden können, um jene als eine von den Daphnien der übrigen Gewässer verschiedene Rasse zu charakterisieren.

Unter diesen Merkmalen dürfte die Form des Kopfes als von den äusseren Verhältnissen unabhängig anzusehen sein. Das Kopf ist sowohl an der Unter- als an der Oberseite konkav. Die Konkavität der Unterseite ist schwächer als z. B. im See I und im Teich XVIII. Der Konkavität der Oberseite entspricht aber eine konvexe Kontur bei den Daphnien aller übrigen Gewässer. Die Form des Kopfes ist im übrigen plumper. Siehe Fig. 22.

Was die Spinalänge anbelangt, so ist es äusserst schwer zu entscheiden, welchen Wert als Rassenmerkmal man derselben beimessen soll. Obwohl die Spinalänge im grossen und ganzen mit der Temperatur wechselt, sind hier doch einige Tatsachen vorhanden, die dafür sprechen, dass die Spinalänge, von der Temperatur abgesehen, ungewöhnlich kurz ist.

Wir müssen annehmen, dass die Daphnien während einer Zeit, wo das Eis noch vorhanden war, aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangen sind. Das entsprechende Stadium treffen wir sicherlich im See I den  $\frac{10}{7}$  an. Die Spinen sind aber hier bedeutend länger. Wenn man auch berücksichtigt, dass die Daphnien des Sees I grösser sind, ist doch die Spinalänge ziemlich genau  $\frac{1}{10}$  T. Dieselbe relative Spinalänge finden wir im allgemeinen bei der ersten Generation.

In den Teichen XIX und XX erreicht die Spinalänge niemals  $\frac{1}{10}$  T, sondern wechselt zwischen  $\frac{1}{12}$ — $\frac{1}{23}$  T im Teich XIX,  $\frac{1}{12}$ — $\frac{1}{17}$  T im Teich XX. Dazu kommt, dass auch die zweite Generation eine ungewöhnlich kurze Spina hat, 17—37 im Teich XIX, 27—41 im Teich XX, und dass, wenn die Temperatur am Ende des Sommers sinkt, die Spina bedeutend kürzer wird als in den übrigen Gewässern, indem sie sich bis auf  $\frac{1}{30}$  T vermindert und in einigen Fällen ganz verschwindet. Siehe die Tabelle Probe 230!

Diese Tatsachen sprechen dafür, dass eine ungewöhnlich kurze Spina ein Rassenmerkmal für diese Daphnien, im Gegensatz zu denjenigen, die wir früher kennen gelernt haben, ist.

Im See I fanden wir, dass die Daphnien von der Beschreibung LILLJEBORGs dadurch abweichen, dass die erste Borste des dreigliedrigen Astes von A. 2 bis zum Gelenk kürzer war als das zweite und dritte Glied dieses Astes. Die Daphnien der übrigen Gewässer stimmen aber mit der Zeichnung LILLJEBORGs überein.

Die Daphnien in den Teichen XIX und XX weichen ihrerseits von den übrigen dadurch ab, dass das erste Glied der Borste nicht nur wie gewöhnlich über die Spitze des Astes hinausreicht, sondern auch bedeutend länger ist als dieser. Hierzu kommt, dass die Äste der Antenne länger sind und der Unterschied zwischen denselben grösser ist. Die entsprechenden Längen zweier ungefähr gleich grosser Exemplare aus Teich XVIII und XX sind:

	Teich	
	XVIII	XX
Viergliedr. Ast d. A. 2 . . . . .	46	49
Dreigliedr. Ast d. A. 2 . . . . .	53	57
Erste Borste <sup>1</sup> d. 3-gliedr. Astes d. A. 2 . . . . .	29,5	36,5
2. u. 3. Glied d. 3-gliedr. Astes d. A. 2 . . . . .	28	28
Länge d. Abdominalklaue . . . . .	20	25

Auch die Abdominalklaue ist bedeutend länger.

### **Macrothrix arctica.**

Selten. Den  $\frac{3}{8}$  kommen ♀ mit Dauereiern neben ♂ und Jungen vor. Die Masse einiger Exemplare sind ( $\frac{1}{100}$  mm):

♀, ♂	$\frac{3}{8}$		$\frac{21}{8}$	
	♀	♂	♀	♀
Länge . . . . .	70	47	73	70
Höhe . . . . .	44	—	—	—
Länge d. A. 1 . . .	15	—	—	—
Sub.eier . . . . .	—	—	—	—
Dauereier . . . . .	2	—	—	2

Den  $\frac{21}{8}$  sind ♀ ohne Eier am gemeinsten. Ausserdem kommen ♀ mit Dauereiern und ♂ vor. Masse, siehe oben!

Zur ersten Generation gehörende ♀ habe ich weder den  $\frac{3}{8}$  noch den  $\frac{21}{8}$  beobachtet.

<sup>1</sup> Bis zum Gelenk.



### **Chydorus sphæricus.**

Sehr gemein. Den  $\frac{3}{8}$  befindet sich die erste Generation in reger Subitaneierbildung und hat nur selten Dauereier gebildet. Die zweite Generation besteht hauptsächlich aus jungen Tieren. Vereinzelte ♀ mit Dauereiern und ♂ sind vorhanden.

Den  $\frac{21}{8}$  ist die Subitaneierbildung noch nicht abgeschlossen. Die Tiere der ersten Generation tragen jedoch im allgemeinen Dauereier.



Phot. d.  $\frac{3}{8}$  1910. O. Olofsson.

Fig. 12. Flachland bei der Advent Bay. See XXI im Vordergrund.

Die zweite Generation besteht teils aus ♀ mit Dauereiern, teils und allgemeiner aus ♂ und selten aus jungen Tieren. Grösse etc. normal.

### **Eurytemora raboti.**

Allgemein. Den  $\frac{3}{8}$  kommen nur völlig oder nahezu erwachsene Tiere vor. Keine ♀ tragen Eier oder Spermatophoren. Junge und Nauplien fehlen.

Den  $\frac{21}{8}$  sind nur erwachsene Exemplare, sowohl ♀ als ♂, vorhanden. ♀ mit Eiern und Spermatophoren sind sehr allgemein. Nauplien und junge Tiere fehlen ganz.

**Candona rectangulata.**

Den  $\frac{3}{8}$  kommen sowohl Junge als erwachsene ♀ ohne Eier, den  $\frac{21}{8}$  nur erwachsene ♀ mit Eiern vor.

Die übrigen Crustaceen sind sehr selten.

**Polyarthra trigla.**

Sowohl am  $\frac{3}{8}$  als  $\frac{21}{8}$  sind ♀ mit und ohne Subitaneier gemein.

See XXI d.  $\frac{3}{8}$ ,  $\frac{21-22}{8}$  und  $\frac{12}{9}$ .

Der See XXI liegt auf demselben Flachlande wie die vorigen Gewässer und ist von demselben Typus wie diese. Seine Grösse, etwa  $300 \times 300$  m, und seine grössere Tiefe, etwa 2,60 m, berechnen aber zu der Benennung See.

Wie im See I ist der Boden in den tieferen Teilen mit Fadenalgen bedeckt. Vom See I weicht er dadurch ab, dass der Schlamm Boden sich bis an das Ufer heran erstreckt.

Zu- und Ausflüsse fehlen.

Den  $\frac{3}{8}$  wurden die Fänge, die von einem Zeugboot aus gemacht wurden, durch starken Wind erschwert. Es konnten daher keine vollständigen Stufenfänge gemacht werden.

Die folgenden Fanglisten zeigen jedoch, dass die Tiere ein wenig ungleichförmig im See verteilt sind.

Die Oberflächentemperatur war den  $\frac{3}{8}$   $10 \frac{1}{2}^{\circ}$  C.

**Probe 145.** — See XXI d.  $\frac{3}{8}$ . Im freien Wasser. Zwei Vertikalfänge vom Boden bis zur Oberfläche. Tiefe 2,60 m. Netz Nr. 9.

**Crustacea.**

c — *Daphnia pulex*.

r — *Macrothrix arctica*.

rr — *Chydorus sphaericus*.

c — *Eurytemora raboti*.

+ — *Cyclops strenuus*.

r — *Tachidius longicornis*.

+ — *Tachidius spitzbergensis*.

**Diptera.**

r — *Chironomus*-Larven.

**Probe 146.** — See XXI d.  $\frac{3}{8}$ . Im freien Wasser in etwa 1,5 m Tiefe.  
Netz Nr. 9.

Crustacea.	+ — <i>Tachidius spitzbergensis</i> .
cc — <i>Daphnia pulex</i> .	ccc — Nauplien.
rr — <i>Chydorus sphaericus</i> .	Diptera.
c — <i>Eurytemora raboti</i> .	+ — <i>Chironomus</i> -Larven.
+ — <i>Cyclops strenuus</i> .	
r — <i>Tachidius longicornis</i> .	

**Probe 147.** — See XXI d.  $\frac{3}{8}$ . Im freien Wasser an der Oberfläche.  
Tiefe 2,60 m. Netz Nr. 25.

Crustacea.	<i>Tachidius longicornis</i> .
<i>Daphnia pulex</i> .	<i>Tachidius spitzbergensis</i> .
<i>Eurytemora raboti</i> .	Rotatoria.
<i>Cyclops strenuus</i> .	<i>Polyarthra trigla</i> .

**Probe 148.** — See XXI d.  $\frac{3}{8}$ . Im freien Wasser von dem Ufer aus.  
Netz Nr. 9.

Crustacea.	c — <i>Tachidius spitzbergensis</i> .
r — <i>Daphnia pulex</i> .	c — Nauplien.
c — <i>Chydorus sphaericus</i> .	Diptera.
cc — <i>Eurytemora raboti</i> .	r — <i>Chironomus</i> -Larven.
rr — <i>Cyclops strenuus</i> .	
r — <i>Tachidius longicornis</i> .	

**Probe 152.** — See XXI d.  $\frac{3}{8}$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

Crustacea.	rr — <i>Candona rectangulata</i> .
rr — <i>Macrothrix arctica</i> .	Algen.
c — <i>Chydorus sphaericus</i> .	rr — Desmidiaceæ.
r — <i>Eurytemora raboti</i> .	rr — Bacillariaceæ.
rr — <i>Tachidius spitzbergensis</i> .	

Die meisten dieser Proben sind mit dem Netz Nr. 9 genommen.  
Über die mit dem Netz Nr. 25 erhaltenen Proben erstatte ich keinen  
Bericht, weil sie für die Crustaceen allzu winzige Werte aufweisen.



Dass dadurch Angaben über die Verteilung der Rotatorien fehlen, hat wenig zu bedeuten, weil nur eine einzige planktonische Rotatorienart (*Polyarthra trigla*) vorhanden und ihre Verteilung gleichförmig ist.

Die obigen Fanglisten beweisen, dass die Arten im grossen und ganzen im See ziemlich gleichförmig verteilt sind. Ich denke hierbei nur an die Planktonarten und das Planktongebiet. Hinsichtlich einiger Arten kann man jedoch eine gewisse Ungleichförmigkeit wahrnehmen.

So ist z. B. *Daphnia pulex* gemeiner weit in den See hinaus als in der Nähe des Ufers (c resp. r). *Cyclops strenuus* kommt am gemeinsten in einer Tiefe von  $1\frac{1}{2}$ – $2\frac{1}{2}$  m vor. An der Oberfläche finden sich nur junge Exemplare. In der Nähe des Ufers ist er sehr selten (rr).

Die Nauplien scheinen ein Maximum in etwa  $1\frac{1}{2}$  m Tiefe zu haben, kommen aber im ganzen See allgemein vor.

*Eurytemora raboti* wie die *Tachidius*-Arten sind im ganzen See gleichförmig verteilt.

*Chydorus sphaericus* wird um so gemeiner, je weiter man nach dem Ufer hin kommt.

Den  $21-22/8$  war die Oberflächentemperatur  $5^{\circ}$  C. Das Netz war bis zu einer Tiefe von 2,15 m sichtbar. Ruhiges Wetter.

**Probe 240.** — See XXI d.  $22/8$ . Vier Vertikalfänge vom Boden bis zur Oberfläche. Tiefe 2,60 m. Netz Nr. 9.

#### Crustacea.

cc — *Daphnia pulex*.

+ — *Eurytemora raboti*.

c — *Cyclops strenuus*.

rr — *Tachidius longicornis*.

+ — *Tachidius spitzbergensis*.

cc — Nauplien.

#### Diptera.

rr — *Chironomus*-Larven.

**Probe 241.** — See XXI d.  $22/8$ . Vier Vertikalfänge von 1,30 m Tiefe bis zur Oberfläche. Tiefe 2,60 m. Netz Nr. 9.

#### Crustacea.

cc — *Daphnia pulex*.

c — *Eurytemora raboti*.

+ — *Cyclops strenuus*.

rr — *Tachidius longicornis*.

+ — *Tachidius spitzbergensis*.

cc — Nauplien.

#### Diptera.

rr — *Chironomus*-Larven.

Probe 239. — See XXI d.  $^{22}/_s$ . Im freien Wasser nahe der Oberfläche.  
Tiefe 2.60 m. Netz Nr. 9.

## Crustacea.

- |                                |                                       |
|--------------------------------|---------------------------------------|
|                                | r — <i>Cyclops crassicaudis</i> .     |
| cc — <i>Daphnia pulex</i> .    | rr — <i>Tachidius longicornis</i> .   |
| + — <i>Eurytemora raboti</i> . | c — <i>Tachidius spitzbergensis</i> . |
| c — <i>Cyclops strenuus</i> .  | ccc — Nauplien.                       |

Probe 233. — See XXI d.  $^{21}/_s$ . Im freien Wasser vom Ufer aus.  
Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- |                                  |                                       |
|----------------------------------|---------------------------------------|
|                                  | r — <i>Tachidius spitzbergensis</i> . |
| r — <i>Chydorus sphaericus</i> . | rr — Nauplien.                        |
| rr — <i>Eurytemora raboti</i> .  |                                       |

Probe 235. — See XXI d.  $^{21}/_s$ . Von der Bodenvegetation nahe am Ufer  
genommen.

*Lepidurus arcticus*.

Die Verteilung der verschiedenen Arten ist ungefähr dieselbe wie den  $^{31}/_s$ . *Chydorus sphaericus* fehlt aber draussen im See ganz. Von *Macrothrix arctica* habe ich kein einziges Exemplar in den Proben den  $^{21-22}/_s$  beobachtet.

Den  $^{12}/_9$  nahm Herr E. JENSEN eine Probe aus diesem See. Die Probe wurde sowohl im freien Wasser als in der Randvegetation genommen. Das Wetter war trotz der späten Jahreszeit mild mit Regen. Die Wassertemperatur betrug  $3.5^{\circ}$  C, die Lufttemperatur  $+ 4^{\circ}$  C. In der Probe kamen folgende Arten vor:

## Crustacea.

- |                                    |                                        |
|------------------------------------|----------------------------------------|
|                                    | r — <i>Tachidius longicornis</i> .     |
| r — <i>Daphnia pulex</i> .         | cc — <i>Tachidius spitzbergensis</i> . |
| rr — <i>Macrothrix arctica</i> .   | rr — Nauplien ( <i>C. strenuus</i> ).  |
| cc — <i>Chydorus sphaericus</i> .  |                                        |
| + — <i>Eurytemora raboti</i> .     |                                        |
| c — <i>Cyclops strenuus</i> .      |                                        |
| rr — <i>Cyclops crassicaudis</i> . |                                        |

## Rotatoria.

- r — *Polarthra trigla*.

**Daphnia pulex.**

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	R	
<b>Probe 146</b>					
255	—	—	26	—	Eph. abg.
252	$\frac{4.0}{2.06}$	170	44	9	Mit Eph.
245	$\frac{4.8}{1.97}$	—	46	—	Ohne Eph.
243	$\frac{3.9}{2.04}$	167	48	9	Mit Eph.
231	—	—	48	—	Mit 2 Embryonen.
221	$\frac{3.7}{1.84}$	136	49	—	
218	—	—	51	—	
218	—	—	31	—	
214	—	—	44	—	
214	—	—	42	—	
167	—	—	41	—	
163	—	—	32	—	
163	—	—	58	—	
146	—	—	34	—	
133	—	—	34	—	
119	—	—	36	—	
112	—	—	51	—	
99	—	—	48	—	
99	—	—	54	—	
95	—	—	51	—	
92	—	—	54	—	
92	—	—	43	—	
85	—	—	46	—	
85	—	—	43	—	
82	—	—	44	—	
78	—	—	44	—	
71	—	—	37	—	



T	S	
<b>Probe 239</b>		
262	20	Mit Eph.
260	27	Eph. abg.
255	51	Mit Eph.
252	37	Mit Eph.
248	33	Mit Eph.
241	51	Ohne Eph.
238	46	Ohne Eph.
238	44	Mit Eph.
238	44	Eph. abg.
233	48	Eph. abg.
226	56	Ohne Eph.
218	43	
187	61	
184	61	
180	65	
177	65	
160	68	
156	59	
153	56	
150	54	
136	51	
119	49	
112	34	
90	51	
88	51	
88	51	
85	48	
75	37	

Unter den Daphnien im See XXI kann man den  $\frac{3}{8}$  zwei Gruppen unterscheiden. von denen die eine T = 214—255, die andere T nicht grösser als 167 hat. Die grössere Gruppe bildet die erste Generation, die im allgemeinen die Subitaneierbildung abgeschlossen und bisweilen die Dauereierbildung begonnen hat.

Alle anderen Tiere gehören der zweiten Generation an, die noch nicht fortpflanzungsfähig ist.

Wir finden diese Generationen am  $\frac{22}{8}$  wieder (Tab. Probe 239). Die erste Generation hat jetzt die Subitaneierbildung abgeschlossen und befindet sich in der Regel in Dauereierbildung.

Die zweite Generation steht im Begriff Dauereier zu bilden.

Man bemerkt hier besonders, dass die Spinalänge bei diesen beiden Generationen so stark und unregelmässig variiert.

Hinsichtlich der ersten Generation liegt die Ursache hierzu zweifelsohne darin, dass die Ephippienbildung mit Schalenwechsel zum Teil stattgefunden hat. Bei diesem Schalenwechsel hat die Spinalänge sich vermindert. Dies ist den  $\frac{22}{8}$  sehr deutlich, kann aber schon den  $\frac{3}{8}$  beobachtet werden.

Eine weitere Ursache zur Variation der Spinalänge ist in der grossen Ungleichzeitigkeit der verschiedenen Tiere derselben Generation zu suchen.

Die Hauptursache der scheinbar regellosen, individuellen Variation der Spinalänge scheint mir aber die ungleichförmige Temperaturverteilung zu sein, die in dem ziemlich grossen See XXI in bedeutend höherem Grade als in den kleineren Gewässern herrschen musste.

Der ziemlich grossen Steigerung der Temperatur im seichteren Wasser nahe dem Ufer, die zeitweilig sicherlich stattfindet, wird nicht von einer gleich hohen Temperatur weiter im See hinaus entsprochen. Da wir oben gefunden haben, dass die Daphnien in allen Teilen des Sees vorkommen, so folgt hieraus, dass gleichzeitige Tiere unter ziemlich verschiedenen Temperaturverhältnissen geboren sein können. Eine grosse, individuelle Variation der Spinalänge ist also in diesem Falle gerade zu erwarten.

Die erste Generation ist durch eine lange Spina gekennzeichnet. Bei den ältesten Individuen der zweiten Generation ist die Spina noch länger, bei den jüngeren ein wenig kleiner.

Die Abdominalbewaffnung, die Längenverhältnisse der A. 2 etc. wie gewöhnlich.

Den  $\frac{12}{9}$  sind nur spärliche, ephippien tragende Tiere nebst gestorbenen Tieren und freien Ephippien vorhanden. Der Stamm ist selten und beinahe ausgestorben.

### **Chydorus sphæricus.**

Er ist den  $\frac{3}{8}$  sehr gemein. Ziemlich wenige Tiere der ersten Generation tragen noch Subitaneier. Einige haben Dauereier gebildet. Von der zweiten Generation kommen ausser zahlreichen Jungen auch ♀ mit Dauereiern und ♂ vor.

Den  $\frac{22}{8}$  ist *Chydorus* nicht völlig so gemein. Die Subitaneierbildung ist ganz abgeschlossen. Ausser ♀ mit Dauereiern kommen ♀ ohne Eier, ♂ und freie Ephippien vor.

Den  $\frac{12}{9}$  ist *Chydorus* noch sehr gemein. Ausser ♀ mit Dauereiern und ♂ sind zahlreiche gestorbene Tiere mit Dauereiern und freie Ephippien vorhanden.

**Eurytemora raboti.**

Sehr gemein im See XXI.

Den  $\frac{3}{8}$  sind sowohl erwachsene ♀ und ♂ als junge Tiere mit 2—4 Abdominalgliedern ungefähr gleich gemein. Die ♀ tragen Eiersäckchen und Spermatophoren.

Den  $\frac{22}{8}$  kommen ausser erwachsenen Tieren, unter welchen die ♂ häufiger sind, einige nahezu erwachsene Tiere vor. Einige ♀ tragen Eiersäckchen.

Den  $\frac{12}{9}$  sind nur erwachsene Tiere, ♀ und ♂, vorhanden. Die ♀ tragen Spermatophoren und Eiersäckchen oder haben solche getragen, was aus den noch festsitzenden, leeren Schalen der Eiersäckchen hervorgeht.

**Cyclops strenuus.**

Ziemlich selten im See XXI.

Den  $\frac{3}{8}$  gibt es ausser erwachsenen ♀, von denen einige eiertragend sind, vereinzelte ♂ und, gemeiner, Junge und Nauplien.

Den  $\frac{22}{8}$  finden sich ausser jungen Tieren vereinzelt voll oder nahezu erwachsene ♀ ohne Eier und seltene Nauplien. ♂ fehlen.

Den  $\frac{12}{9}$  kommen sowohl erwachsene, ♀ und ♂, als junge Tiere und Nauplien vor. Vereinzelt ♀ tragen Eier.

**Cyclops crassicaudis.**

Sehr selten. Den  $\frac{22}{8}$  habe ich ausser einem erwachsenen ♂ einige noch erwachsene Tiere beobachtet, den  $\frac{12}{9}$  ein erwachsenes ♀ ohne Eier.

**Tachidius longicornis.**

Selten. Sowohl den  $\frac{3}{8}$  als den  $\frac{22}{8}$  habe ich nur erwachsene ♀, von denen einige eiertragend waren, und vereinzelt ♂ beobachtet. Den  $\frac{12}{9}$  gab es nur ♀ ohne Eier und ♂.

**Tachidius spitzbergensis.**

Gemein.

Den  $\frac{3}{8}$  kommen sowohl erwachsene, ♀ und ♂, als jüngere Tiere vor. Die ♂ befinden sich oft in Kopulation mit den noch nicht erwachsenen ♀. Die ♂ sind gemeiner als die ♀. Keine ♀ tragen Eier.



Den  $^{22}/_8$  kommen Tiere in denselben Stadien wie am  $^{3}/_8$  vor.

Den  $^{12}/_9$  sind nur erwachsene Tiere, ♀ und ♂, vorhanden. Die ♀ haben Eier in den Ovarien, nicht aber freie Eiersäckchen.

### Tümpel XXII d. $^{21}/_8$ .

Dieser Tümpel liegt in der Nähe des Teichs XVIII. Er war bei meinem Besuch nahezu ganz ausgetrocknet. Nur ein paar qm des Bodens waren mit cm-tiefem Wasser bedeckt.

**Probe 222.** — Tümpel XXII d.  $^{21}/_8$ . Im seichten Wasser. Netz Nr. 25.

#### Crustacea.

c — *Eurytemora raboti*.  
rr — *Eucypris glacialis*.

#### Diptera.

r — *Chironomus*-Larven.  
Schlamm etc.

**Probe 229.** — Tümpel XXII d.  $^{21}/_8$ . Im feuchten Moos. Netz Nr. 25.

#### Crustacea.

rr — *Macrothrix arctica*.  
c — *Chydorus sphaericus*.  
r — *Eurytemora raboti*.  
r — *Cyclops crassicaudis*.  
+ — *Marænobiotus brucei*.  
+ — *Eucypris glacialis*.

#### Rotatoria.

+ — *Mytilina mucronata*.  
+ — *Notholca foliacea*.

#### Protozoa — rr.

#### Diptera.

+ — *Chironomus*-Larven.

Algen etc.

### **Macrothrix arctica.**

Nur ein einziges Tier, ♀ ohne Eier, beobachtet.

### **Chydorus sphaericus.**

Nur erwachsene Tiere. Sowohl ♀ mit Eiern und ohne Eier als auch ♂ ziemlich gemein. Ausserdem einige freien Ephippien.

♀ mit Subitaneiern und Junge fehlen.

### **Eurytemora raboti.**

Nur erwachsene Tiere, sowohl ♀ als ♂, kommen gemein vor. Die ♀ tragen oft Spermatophoren und Eier. Junge fehlen.

**Cyclops crassicaudis.**

Selten. Die Tiere sind im allgemeinen noch nicht erwachsen. Nur ein erwachsenes ♂ wahrgenommen.

**Marænobiotus brucei.**

Nur erwachsene Tiere, grösstenteils ♀, kommen vor. Die Ovarien sind prall gefüllt. Freie Eiersäckchen fehlen jedoch. Vereinzelte ♂ und kopulierende Paare.

Im Gegensatz zum Tümpel V trifft die Austrocknung hier zu einer Zeit ein, da die Entwicklung jedenfalls nahezu abgeschlossen ist. Sie wird deshalb keinen Einfluss auf die Zusammensetzung der Fauna haben.

Mit Ausnahme von *Cyclops crassicaudis* haben alle Crustaceen Eier gebildet oder stehen im Begriff Eier zu bilden. *Cyclops crassicaudis* dürfte wie die übrigen Cyclopiden in jedem beliebigen Stadium eine Eintrocknung überleben können, weshalb er auch, ohne Eier zu bilden, in einem austrocknenden Tümpel fortleben kann. Vergl. die spezielle Behandlung der *Cyclops*-Arten.

**Tümpel XXIII d.  $21/8$ .**

Dieser Tümpel liegt in nächster Nähe des Sees XXI. Er hat eine reiche Ufer- und Bodenvegetation von Moos und Gräsern.

Die Grösse ist etwa  $10 \times 15$  m. Tiefe 10–20 cm. Die Temperatur im freien Wasser  $6^{\circ}$  C.

**Probe 237.** — Tümpel XIII d.  $21/8$ . In der Vegetation. Netz Nr. 9.  
Crustacea.

c — <i>Macrothrix arctica</i> .	r — <i>Cyclops crassicaudis</i> .
+ — <i>Chydorus sphaericus</i> .	+ — <i>Marænobiotus brucei</i> .

**Probe 238.** — Tümpel XXIII d.  $21/8$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 25.  
Crustacea.

**Rotatoria.**

r — <i>Daphnia pulex</i> .	rr — <i>Diurella bidens</i> .
c — <i>Macrothrix arctica</i> .	rr — <i>Rattulus carinatus</i> .
+ — <i>Chydorus sphaericus</i> .	+ — <i>Euchlanis dilatata</i> .

+	—	<i>Metopidia lepadella</i> .	Protozoa	—	+
rr	—	<i>Colurella amblytelus</i> .	Turbellaria	—	r.
rr	—	<i>Notholca foliacea</i> .	Acarida	—	rr.
			Algen etc.		

**Daphnia pulex.**

Vereinzelte Tiere mit oder ohne Ephippien.

**Macrothrix arctica.**

Gemein. Freie Ephippien mit 1—2 Dauereiern kommen am häufigsten vor. Ausserdem gibt es ♀ mit 1—2 Dauereiern, ohne Eier und ♂. Ein ♀ mit einem Embryo im Brutraum beobachtet. Es gehört der ersten Generation an und trägt wahrscheinlich seinen zweiten Wurf.

Die Masse etc. einiger Tiere sind ( $\frac{1}{100}$  mm):

♀, ♂ . . . . .	♀	♀	♀	♀	♂	♂
Länge . . . . .	93	72	66	59	46	46
Sub-eier . . . . .	1 <sup>1</sup>	—	—	—	—	—
Dauereier . . . . .	—	2	1	1	—	—

**Cyclops crassicaudis.**

Selten. Nur junge Tiere.

**Marænobiotus brucei.**

Ziemlich gemein. Die meisten Tiere sind ♀ mit gefüllten Ovarien. Die ♂ sind selten. Junge fehlen.

Die folgende Probe ist von Herrn E. JENSEN in einem grossen Teich oder See in der Nähe von See XXI den  $\frac{12}{9}$  1910 genommen, gleichzeitig mit der im See XXI genommenen Probe (S. 340). Wie diese Probe entspricht sie dem Ende der Vegetationsperiode. Wir finden hier beinahe nur erwachsene Tiere, die ihre Fortpflanzung abgeschlossen haben oder im Begriff stehen sie abzuschliessen, nebst Schalen gestorbener Tiere und freien Ephippien (Cladoceren). Da die Probe für die spezielle Behandlung der verschiedenen Arten von grossem Interesse ist, will ich die hier vorkommenden Stadien kurz mitteilen.

<sup>1</sup> = Embryo.



See XXIV d.  $1\frac{2}{9}$ . In dem freien Wasser und der Vegetation.  
Netz Nr. 25.

### Crustacea.

r — <i>Daphnia pulex</i> .	rr — <i>Marænobiotus brucei</i> .
r — <i>Macrothrix arctica</i> .	rr — <i>Tachidius longicornis</i> .
c — <i>Chydorus sphæricus</i> .	c — <i>Tachidius spitzbergensis</i> .
r — <i>Eurytemora raboti</i> .	r — <i>Eucypris glacialis</i> .
r — <i>Cyclops strenuus</i> .	rr — <i>Eucypris arctica</i> .
r — <i>Cyclops crassicaudis</i> .	r — <i>Candona rectangularata</i> .

### *Daphnia pulex*.

Ausser ephippientragenden Weibchen nur gestorbene Tiere und freie Ephippien.

### *Macrothrix arctica*.

Vereinzelte ♀ mit Dauereiern und freie Ephippien mit 1—2 Eiern.

### *Chydorus sphæricus*.

Erwachsene ♀ und ♂, einige ♀ mit Dauereiern, gestorbene Tiere und freie Ephippien oder Schalen mit Dauereiern.

### *Eurytemora raboti*.

Nur erwachsene ♀ und gestorbene Tiere.

### *Cyclops strenuus*.

Nur junge Tiere.

### *Cyclops crassicaudis*.

Erwachsene ♀ ohne Eier.

### *Marænobiotus brucei*.

Nur ein erwachsenes ♀ ohne Eier.

**Tachidius longicornis.**

Ein erwachsenes ♀.

**Tachidius spitzbergensis.**

♀ und ♂ und vereinzelte noch nicht erwachsene Tiere.

**Eucypris glacialis.**

Nur erwachsene, eiertragende ♀.

**Eucypris arctica.**

Drei erwachsene, eiertragende ♀.

**Candona rectangulata.**

Erwachsene, eiertragende ♀.

In dieser Probe kommt auch *Lepidurus arcticus* vor. Von dieser Art gibt es nur eiertragende Tiere, von denen einige sehr klein sind.

Siehe weiter die spezielle Behandlung dieser und der vorhergehenden Arten.

**Credners Moräne d.  $12\frac{1}{8}$ — $16\frac{1}{8}$ .**

Dieses Gebiet ist das einzige ausserhalb des Eisfjords, das ich Gelegenheit hatte zu untersuchen. Es liegt, wie die Karte zeigt, im inneren Teil der Van Mijen-Bay (dem nördlichen Arm des Belsunds) und trennt das Fjordende von dem äusseren Teil des Fjords. Dieser abgetrennte Fjordteil wird die Braganzabucht genannt und steht durch einen schmalen Sund nördlich vom Kap Littrow, der nördlichsten Spitze der Credner-Moräne, mit der Van Mijen-Bay in Verbindung.

Die Halbinsel, auf der die untersuchten Gewässer liegen, und die jetzt Credners Moräne heisst, bildete, wie B. HÖGBOM (1911) gezeigt hat, die Endmoräne des naheliegenden Paula-Gletschers während einer Zeit, wo dieser eine bedeutend mehr vorgeschobene Lage als gegenwärtig einnahm. Siehe weiter S. 370.

Die Credner-Moräne stimmt in ihren topographischen und physiognomischen Verhältnissen mit der oben behandelten Moräne beim Esmark-Gletscher in ihren Hauptzügen überein (S. 290). Über die niederen Teile

ragen oft scharfe und zackige Hügel und Höhenstriche von mit Kies untermischter Erde auf. Zwischen diesen Höhenstrichen liegen in den Niederungen kleine oder grössere Gewässer von verschiedener Tiefe. Auf den flacheren Teilen liegen seichte Tümpel oder Teiche mit von den anderen ganz abweichendem Typus. Ich komme später auf die Verschiedenheiten dieser Gewässer zurück.

In klimatischer Hinsicht kommt die Credner-Moräne den inneren Teilen des Eisfjords am nächsten.

Die Fänge wurden hier den  $1\frac{2}{8}$ — $1\frac{6}{8}$  gemacht.



Phot. 1911. B. Högbom.

Fig. 13. Moränenlandschaft im Inneren der Van Mijen-Bay (Dames' Moränen). Von demselben Typus wie Credners Moräne.

#### Tümpel XXV d. $1\frac{3}{8}$ .

Dieser Tümpel liegt auf dem gegen die Braganzabucht und Kap Littrow gelegenen Teil der Moräne, in ca. 5 m Meereshöhe.

*Grösse:* ca.  $10 \times 20$  m.

*Boden* von feinem Schlamm bedeckt.

*Die Ufer* mit reicher Moosvegetation bekleidet.

*Tiefe* 10—15 cm.

*Temperatur* im freien Wasser  $8\frac{1}{2}^{\circ}$  C.

*Ab- und Zuflüsse* fehlen.



**Probe 205.** — Tümpel XXV d.  $13/8$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 9.

## Crustacea.

- c — *Daphnia pulex*.  
 c — *Chydorus sphaericus*.  
 + — *Eurytemora raboti*.  
 rr — *Cyclops crassicaudis*.

## Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

Fadenalgen — r.

**Probe 204.** — Tümpel XXV d.  $13/8$ . In der Moosrandvegetation. Netz Nr. 25.

## Crustacea.

- c — *Daphnia pulex* (Ehip-  
 pien).  
 c — *Chydorus sphaericus*.  
 + — *Eurytemora raboti*.  
 + — *Eucypris glacialis*.  
 r — *Candona rectangularata*.

- rr — *Metopidia lepadella*.  
 + — *Notholca foliacea*.  
 rr — Unbest. Art.

Turbellaria — r.

Nematoda — rr.

## Diptera.

- r — *Chironomus*-Larven.

## Rotatoria.

- r — *Mytilina mucronata*.

Algen — mehrere Arten.

## Daphnia pulex.

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 205</b>						
260	$\frac{4.6}{214}$	173	36	15	9	Mit Eph.
238	—	—	44	—	—	» »
223	$\frac{4.3}{180}$	143	46	—	—	» »
204	—	—	17	—	—	» »
204	—	—	10	—	—	Eph. abg.
202	—	126	8	—	—	» »
199	—	—	12	—	—	» neugebild.
180	—	—	10	—	—	» »
173	—	—	17	—	—	» »
161	—	—	10	—	—	» »
160	—	—	15	—	—	Ohne Eph.
156	—	—	43	—	—	» »
144	—	—	14	—	—	» »
139	—	—	17	—	—	» »
119	—	—	44	—	—	» »

A. II 4 . . . . .	50	35
A. II 3 . . . . .	61	41
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk	38	26
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	31	22

Die Tabelle zeigt, dass alle Tiere, die eine gewisse Grösse überschreiten ( $T > 160$ ), Ephippien tragen oder getragen haben, während alle kleineren (jüngeren) solcher entbehren.

Unter den ephippiientragenden kann man weiter eine Gruppe von solchen, die durch bedeutendere Grösse,  $T = 223-260$ , und längere Spina,  $S = 36-46$ , abweichen, unterscheiden. Diese Gruppe bildet wahrscheinlich die erste Generation, während alle übrigen Tiere mit oder ohne Ephippien zur zweiten Generation gehören.

Von dieser ersten Generation dürften schon zahlreiche Tiere abgestorben sein, Schalenteile und deformierte Exemplare beweisen dies. Die noch lebenden tragen ganz sicher das Ephippium Nr. 2. Die zahlreichen Ephippien, die zum Teil in der Moosvegetation festsitzen, sind teils die schon abgeworfenen Ephippien Nr. 1, teils die Ephippien Nr. 2 der abgestorbenen Daphnien.

Von der zweiten Generation haben einige Tiere die Ephippien Nr. 1 schon abgeworfen. Einige tragen ihre ersten Ephippien, andere haben solche noch nicht gebildet.

Die erste Generation hat mit Sicherheit nur einen einzigen Wurf von Subitaneiern gebildet. Ein Vergleich mit *Chydorus sphaericus* und *Eurytemora raboti* zeigt dies. Noch sicherer geht es aus einem Vergleich mit dem naheliegenden, gleichartigen Tümpel XXVI vor, wo gar keine Subitaneierbildung stattgefunden hat.

Wie die Tabelle zeigt, weicht die Spinalänge der Daphnien des Tümpels XXV von den früher konstatierten Längenverhältnissen der Daphnienspinen ab. So sind die Spinen der ersten Generation lang,  $S = 36-46$ , die Spinen der zweiten Generation kurz,  $S = 9-17$ . Nur zwei beobachtete Exemplare der zweiten Generation haben längere Spinen,  $S = 43-44$ .

Dass die Spinalänge bei dem Schalenwechsel, der der Ephippienbildung vorausgeht, in einigen Fällen sicherlich kleiner geworden ist, beeinflusst diese Verhältnisse im grossen und ganzen nicht.

Es scheint mir, als ob die Längenverhältnisse der Spina, die hier herrschen, mehreres von Interesse darbieten für die Frage, welche äusseren Verhältnisse die Spinalänge bestimmen. Es geht nämlich aus ihnen klar hervor, dass der Faktor, der die Spinalänge bestimmt, in diesem Falle stark und in einer von vorhergehenden Lokalen abweichenden Weise variiert hat.

Eine solche Variation der Ernährung scheint mir wenig glaublich

zu sein. Da der Darminhalt beweist, dass die Ernährung jetzt schlecht ist, kann eine Abhängigkeit der Spinalänge von der Ernährung die langen Spinen einiger jungen Tiere nicht erklären. Schon früher habe ich andere und bessere Gründe gegen einen solchen Zusammenhang zwischen Ernährung und Spinalänge hervorgehoben.

Der einzige Faktor, der in dieser Weise stark und unregelmässig variieren kann, scheint mir die Wassertemperatur zu sein. Da die Lufttemperatur in der Nähe des Fjords immer niedrig ist, sind die höheren Temperaturen des Wassers ganz von der direkten Insolation abhängig. In solchen seichten Tümpeln wie diesem steigt die Wassertemperatur bei direkter Insolation schnell zu einer relativ grossen Höhe, um bei trübem Wetter ebenso schnell zu sinken. In diesem Falle müssen wir annehmen, dass die Eisschmelze bei schönem Wetter beendet wurde, das bald eine relativ hohe Temperatur hervorbrachte, dass diese Temperatur später etwa bis auf die Lufttemperatur gesunken ist, während einer Zeit mit trübem und regnerischem Wetter, und dass einige klare Tage die Temperatur wieder erhöht haben, wo dann die jungen, mit langen Spinen versehenen Tiere geboren wurden.

Dieser hypothetische Verlauf erhält eine Stütze durch die Verhältnisse im Tümpel XXVI. Auch hier ist die erste Generation mit langen Spinen versehen. Eine Subitaneierbildung hat sicherlich niemals stattgefunden, was dadurch eine Erklärung erhält, dass die niedrige Temperatur während dieser Zeit eingetreten ist und teils wahrscheinlich die Verhältnisse direkt beeinflusst, teils vor allem die Entwicklung verzögert hat, wodurch die Fortpflanzung erst beginnen konnte, nachdem die Nahrung spärlich geworden war, teils auch die Entwicklung der Nährorganismen der Daphnien verhindert hat.

Die Abdominalbewaffnung, die Längenverhältnisse der A. 2 etc. normal.

### **Chydorus sphæricus.**

Die Subitaneierbildung noch nicht abgeschlossen, obwohl die erste Generation grösstenteils Dauereier gebildet hat und freie Ephippien gemein sind. Von der zweiten Generation kommen ausser ♀, die oft Dauereier tragen, selten ♂ und Junge vor.

### **Eurytemora raboti.**

Die Tiere gewöhnlich nicht völlig erwachsen, jedoch mit 4 Gliedern im Abdomen. Einzelne ♀ mit angehefteten Spermatophoren und sehr selten mit Eiern sowie ♂ kommen vor. Sehr junge Tiere und Nauplien fehlen ganz.



Sowohl *Chydorus* als *Eurytemora* zeigen, dass die Entwicklung keine längere Zeit in Anspruch genommen hat, und bestätigen den für *Daphnia pulex* oben behaupteten einfachen Entwicklungsverlauf.

### ***Eucypris glacialis.***

Sowohl Junge als erwachsene ♀ mit und ohne Eier.

### ***Candona rectangulata.***

Junge nebst erwachsenen ♀ mit und ohne Eier kommen selten vor.

### **Tümpel XXVI d. $\frac{16}{8}$ .**

Dieser Tümpel ist von demselben seichten Typus wie der vorhergehende, weicht aber von diesem teils durch etwas bedeutendere Grösse, ca.  $20 \times 30$  m, teils dadurch ab, dass die Moosvegetation von den Ufern sich über den grössten Teil des Bodens hinauserstreckt. Dieses Bodenmoos ist sehr reich und locker. Kleine Teile des Bodens sind nicht mit Moos bewachsen und bestehen aus Schlamm Boden, der auch weiter hinaus, wo die Tiefe bis ca. 25—35 cm steigt, gewöhnlicher ist. Die Temperatur des freien Wassers ist  $6\frac{1}{4}^{\circ}$  C.

**Probe 215.** — Tümpel XXVI d.  $\frac{16}{8}$ . Im freien Wasser, über Schlamm Boden. Tiefe 25 – 35 cm. Netz Nr. 25.

#### **Crustacea.**

r — *Daphnia pulex*.  
+ — *Chydorus sphaericus*.  
cc — *Eurytemora raboti*.

#### **Rotatoria.**

ccc — *Polyarthra trigla*.  
r — *Notholca foliacea*.

**Probe 216.** — Tümpel XXVI d.  $\frac{16}{8}$ . In der Boden- und Ufermoosvegetation. Netz Nr. 25.

#### **Crustacea.**

rr — *Macrothrix arctica*.  
ccc — *Chydorus sphaericus*.  
cc — *Eurytemora raboti*.  
rr — *Marænobiotus brucei*.  
r — *Eucypris glacialis*.

#### **Rotatoria.**

rr — *Mytilina mucronata*.  
cc — *Notholca foliacea*.

#### **Diptera.**

r — *Chironomus*-Larven

Algen. r — + Fadenalgen; blau-  
 rr — Peridiniaceæ. grüne Algen etc.  
 rr — Desmidiaceæ.

**Probe 218.** — Tümpel XXVI d.  $1\frac{6}{8}$ . Wasser aus dem Moorboden, in Netzbeutel Nr. 25 gespült.

Crustacea. Nematoda — r.  
 r — *Candona rectangulata*. Algen.

Rotatoria. rr — + Desmidiaceæ (5).  
 rr — + Bacillariaceæ (3).  
 rr — *Diaschiza gibba*. rr — Prasiolaceæ.  
 rr — Unbest. Art. c — Blaugrüne Algen etc.

### *Daphnia pulex*.

T	$\frac{A+B}{V}$	H	S	O	R	
<b>Probe 215</b>						
286	$\frac{5.6}{2.30}$	184	20 abg.	19	10	Eph. abg.
286	—	—	37	—	—	Mit Eph.
282	$\frac{5.4}{2.28}$	180	—(24)	25	10	Eph. abg.
275	$\frac{4.7}{2.28}$	173	34	—	—	Mit Eph.

A. II 4 . . . . .	71
A. II 3 . . . . .	78
A. II 3:s 1. Borste bis zum Gelenk . .	39
A. II 3:s 2. u. 3. Glied . . . . .	39

Alle Daphnien des Teichs XXVI sind erwachsen, von ungefähr gleicher Grösse, T = 275—286. Die Spinalänge variiert nur sehr unbedeutend, S = 34—37. Sie repräsentieren deutlich eine erste Generation, die während im grossen und ganzen gleicher Verhältnisse wie die erste Generation des Teichs XXV geboren ist. Dass alle jüngeren Tiere ganz fehlen, beweist, dass sie, ohne Subitaneier zu bilden, unmittelbar Dauereier gebildet haben.

Die Daphnien sind hier sehr selten, was ganz natürlich ist, da nur eine erste Generation vorkommt. Sie finden sich nur in den vegetationsfreien Teilen des Teichs, über dem Schlamm Boden, und fehlen ganz, wo die reiche Moosvegetation den Boden bekleidet und der Oberfläche mehr





**Eurytemora raboti.**

Erwachsene Tiere sind selten, und nur ganz vereinzelt ♀ tragen Eier. Nahezu völlig erwachsene Tiere kommen am häufigsten vor. Jüngere Tiere sind selten.

*Eurytemora raboti* ist im Teich XXVI sehr gemein. Obwohl sie als hauptsächlich planktonisch anzusehen ist, vermeidet sie nicht in gleich hohem Grade wie *Daphnia pulex* die Vegetation. Beobachtungen von früheren Lokalen her bestätigen dies.

**Eucypris glacialis.**

Erwachsene ♀ mit Eiern.

**Candona rectangulata.**

Sowohl Junge als erwachsene ♀ mit und ohne Eier.

**Der Reliktsee d.  $1^2/8$ — $1^6/8$ .**

Der Reliktsee liegt am äussersten Teil der Credner-Moräne in der Nähe von Kap Littrow. Siehe die Karte S. 371! Er ist bedeutend grösser und tiefer als die Seen und Teiche, die wir früher angetroffen haben, und weicht auch in einigen anderen Beziehungen von diesen ab.

Die *Grösse* ist ca.  $600 \times 1,000$  m. Die *Tiefe* schon in der Nähe des Ufers (ca. 50 m hinaus) ist 9 m. Er fliesst durch einen kurzen, wasserreichen *Abfluss* nach dem Sund zwischen der Braganzabucht und der Van Mijen-Bay ab. Der Boden des Abflusses liegt bei dem See 1,5 m über dem Hochwasserniveau des Fjords.

Die *Ufer*, die aus stein- und kiesuntermischtem Boden bestehen, entbehren jeglicher Vegetation und fallen nahezu senkrecht gegen die Tiefe ab.

Der *Boden* ist in den tieferen Teilen, wie in den vorigen Seen, mit zusammengeflochtenen Fadenalgen bedeckt.

Das *Wasser* ist schwach trübe, von lichtgrüner Farbe. Das Netz bis zu einer Tiefe von 75 cm sichtbar.

Den  $1^3/8$  mass ich die *Temperatur* am Boden (9 m) und für jeden folgenden Meter bis zur Oberfläche in der Weise, dass ich mit einer wie "Meyers Stöpselflasche" konstruierten Flasche mit enger Öffnung aus der betreffenden Tiefe 0,75 Liter Wasser entnahm, dessen Temperatur nach

einigen Minuten an einem in die Flasche eingesetzten Thermometer abgelesen wurde. Der Thermometer zeigte in allen Tiefen  $5\frac{3}{4}^{\circ}$  C. Um das Resultat zu kontrollieren, nahm ich mehrere Proben aus einigen Tiefen und benutzte auch einen anderen Thermometer. Die Wassertemperatur war jedoch immer  $5\frac{3}{4}^{\circ}$  C. Da diese Methode als vollkommen zuverlässig anzusehen ist, muss man also annehmen, dass die Temperatur wenigstens zwischen einer Tiefe von 9 m und der Oberfläche vollkommen gleichmässig war. Zweifelsohne beruht dieser Temperaturverlauf darauf, dass die Temperatur während einiger Zeit im Sinken gewesen ist und demnach "Vollzirkulation" eingetreten ist. Ein Verhält-



Fig. 14. Der Reliktsee.

Phot. d. 16/8 1910. O. Olofsson.

nis, das für die Deutung der Biologie der hiesigen Arten von grosser Bedeutung ist.

Als ich den 12/8 den See besuchte, war die *Abflussrinne*, die ziemlich tief in die Moräne eingeschnitten war, bis zu einer Höhe von 1—2 m mit Schwelleis gefüllt. In diesem Eis hatte das Wasser eine tiefe Furche ausgehöhlt. Während der Nacht 12/8—13/8 hörten wir von unsrem Schiffe aus ein starkes Geräusch und fanden morgens, dass das Eis, das die Rinne gefüllt hatte, zerbrochen war, wobei die Abflussschwelle des Sees ganz beträchtlich gesunken war. Die grossen, gegen den Fjord strömenden Wassermassen führten das Eis in diesen hinaus und brachen sich in ihrem niederen Laufe einen neuen Weg durch die Strandwälle.

Während des folgenden Tages sank der Wasserstand beträchtlich, bis die aus fester Moräne bestehende Abflussschwelle erreicht war. So war die Seeoberfläche am  $16/8$  135 cm niedriger als einige Tage vorher. Es ist diese definitive Abflussschwelle, die 1,5 m über dem Hochwasserniveau des Fjords liegt.

Die Fänge, mit Netz und Bodendretsche, wurden teils von einem Zeugboot aus etwa 50–100 m vom Ufer ab, teils vom Ufer aus, teils am Abfluss vorgenommen.

**Probe 188.** — Reliktsee d.  $12/8$ . 3 Vertikalfänge zwischen einer Tiefe von 9 m (Boden) und der Oberfläche mit Netz Nr. 9.

Crustacea.

- rr — *Mysis oculata* var. *relicta*.
- c — *Cyclops strenuus*.
- c — *Cyclops strenuus*, Nauplien.

**Probe 189.** — Reliktsee d.  $12/8$ . 3 Vertikalfänge 4,5–0 m. Netz Nr. 9.  
Boden 9 m.

Crustacea.

- c — *Cyclops strenuus*.
- c — *Cyclops strenuus*, Nauplien.
- r — *Tachidius longicornis*.

**Probe 190.** — Reliktsee d.  $12/8$ . 3 Vertikalfänge 2–0 m. Netz Nr. 9.  
Boden 9 m.

Crustacea.

- c — *Cyclops strenuus*.
- + — *Cyclops strenuus*, Nauplien.
- rr — *Tachidius longicornis*.

**Probe 191.** — Reliktsee d.  $12/8$ . 3 Vertikalfänge 1–0 m. Netz Nr. 9.  
Boden 9 m.

Crustacea.

- + — *Cyclops strenuus*.
- r — *Cyclops strenuus*, Nauplien.



**Probe 196.** — Reliktsee d.  $12/s$ . Oberflächenfang. Netz Nr. 9.  
Boden 9 m.

Crustacea.

- + — *Cyclops strenuus*.
- c — *Cyclops strenuus*, Nauplien.
- rr — *Tachidius longicornis*.

**Probe 192.** — Reliktsee d.  $12/s$ . Zwei Vertikalfänge 9 (Boden)—0 m.  
Netz Nr. 25.

Crustacea.

Rotatoria.

- |                                           |                                 |
|-------------------------------------------|---------------------------------|
| rr — <i>Mysis oculata</i> var. <i>re-</i> | cc — <i>Polyarthra trigla</i> . |
| <i>licta</i> .                            | rr — <i>Anuræa aculeata</i> .   |
| + — <i>Cyclops strenuus</i> .             |                                 |
| c — <i>Cyclops strenuus</i> , Nau-        |                                 |
| plien.                                    |                                 |

**Probe 197.** — Reliktsee d.  $12/s$ . Oberflächenfang. Netz Nr. 25.  
Boden 9 m.

Crustacea.

Rotatoria.

- |                                    |                                 |
|------------------------------------|---------------------------------|
| r — <i>Cyclops strenuus</i> .      | cc — <i>Polyarthra trigla</i> . |
| + — <i>Cyclops strenuus</i> , Nau- | r — <i>Anuræa aculeata</i> .    |
| plien.                             |                                 |

**Probe 198.** — Reliktsee d.  $13/s$ . Vom Ufer aus. Netz Nr. 9. Ergänzt  
durch die Probe 200. Netz Nr. 25.

Crustacea.

Rotatoria.

- |                                     |                                |
|-------------------------------------|--------------------------------|
| rr — <i>Chydorus sphaericus</i> (1  | + — <i>Polyarthra trigla</i> . |
| Ex.).                               | r — <i>Anuræa aculeata</i> .   |
| c — <i>Cyclops strenuus</i> .       |                                |
| cc — <i>Cyclops strenuus</i> , Nau- |                                |
| plien.                              |                                |
| + — <i>Tachidius longicornis</i> .  |                                |

**Probe 199.** — Reliktsee d.  $13/s$ . Im Abfluss. Netz Nr. 9.

Crustacea.

- cc — *Cyclops strenuus*.
- cc — *Cyclops strenuus*, Nauplien.
- r — *Tachidius longicornis*.

Bei den Dretschungen in 9 m Tiefe erhielt ich in dem Dretsche ausser zusammengeflochtenen Fadenalgen ziemlich spärliche Exemplare von

*Gammaracanthus loricatus* var. *lacustris* und  
*Mysis oculata* var. *relicta*.

*Mysis* kam ein wenig häufiger vor.

Auf diese Fauna des Reliktsees komme ich im Zusammenhang mit den beiden folgenden Kleinseen zurück (S. 368 ff.).

### Vertikal- und Horizontalverteilung.

Um die vertikale Planktonverteilung im Reliktsee zu erforschen, unternahm ich eine Reihe Vertikalfänge aus verschiedenen Tiefen (siehe oben), sogenannte Stufenfänge. Obwohl ich der Meinung bin, dass man durch solche Stufenfänge nur konstatieren kann, ob eine neue Art nach der Tiefe hin hinzukommt oder in den Oberflächenschichten fehlt (für mehr oder weniger seltene Arten niemals umgekehrt), und möglicherweise betreffs sehr gemeiner Arten einige grobe Schlussfolgerungen über ihre vertikale Verteilung ziehen kann, will ich doch kurz die Ergebnisse dieser Fänge mitteilen.

Um reicheres Material zu erhalten, unternahm ich mit dem Netz Nr. 9 drei Fänge aus jeder Tiefe, mit dem Netz Nr. 25 zwei Fänge. Nur die ersteren können für die Crustaceen verwendet werden, und nur betreffs einer einzigen Art, und zwar *Cyclops strenuus*, können einige Schlussfolgerungen gezogen werden.

*Cyclops strenuus* kommt in folgender Anzahl erwachsener Tiere in den verschiedenen Fängen vor:

0—9 m . . . . .	etwa 140 Ex.
0—4,5 » . . . . .	120 »
0—2 » . . . . .	85 »
0—1 » . . . . .	35 »

Durch Verwendung der Subtraktionsmethode erhält man die folgenden Zahlen für die verschiedenen Tiefenschichten:

0 —1 m . . . . .	35 Ex.
1 —2 » . . . . .	50 »
2 —4,5 » . . . . .	35 »
4,5—9 » . . . . .	20 »

Von diesen waren etwas mehr als die Hälfte ♀, und das Verhältnis zwischen ♀ und ♂ war in allen Proben nahezu gleich.

Ausser erwachsenen Tieren kamen teils Nauplien, teils Junge in verschiedenen Stadien zwischen Erwachsenen und Nauplien vor. Die

Nauplien waren überall gemein ausser in den Proben 0—2 und 0—1 m, welchem Umstande man aber keine grössere Bedeutung beimessen kann, da sie an der Oberfläche häufig sind. Die Jungen waren etwa ebenso gewöhnlich wie die Erwachsenen, auch diese kamen aber seltener in den Fängen 0 2 und 0—1 m vor.

Stellt man diese Beobachtungen zusammen, so erhält man folgendes Bild von der Vertikalverteilung des *Cyclops strenuus*:

Die Vertikalverteilung ist im grossen und ganzen ziemlich gleichförmig. Die verschiedenen Altersstadien kommen in allen Tiefen vor und sind in den verschiedenen Tiefen untereinander ziemlich gleich gemein. Die erwachsenen Tiere scheinen jedoch ein ausgeprägtes Maximum in 1—2 m Tiefe zu haben, und sämtliche Altersgruppen nehmen gegen die Tiefe stetig ab. Mit Sicherheit behaupten, dass die Verteilung so ist, wie die obige Tabelle zeigt, kann man meines Erachtens nicht.

In horizontaler Richtung kommt *Cyclops strenuus* bis in unmittelbarer Nähe des Ufers gemein vor, was natürlich ist, weil die rein planktonischen Verhältnisse unmittelbar ausserhalb desselben beginnen.

Betrachten wir aber die Verteilung des *Tachidius longicornis*, so berechtigen die obigen Fänge nicht zu irgendwelchen Schlussfolgerungen. Die Oberflächenfänge zeigen, dass er an der Oberfläche vorkommt. In einigen Vertikalfängen kommt er auch vor, fehlt aber in anderen. Die einzige Schlussfolgerung, die man ziehen kann, ist, dass *Tachidius longicornis* in den Oberflächenschichten selten vorkommt, und dass, wenn er auch in tieferen Wasserschichten zu finden ist, was wahrscheinlich zu sein scheint, er in diesen sehr selten ist.

Die vertikale Verteilung des *Cyclops strenuus* bietet in diesem Falle ein besonderes Interesse dadurch, dass ein Faktor, der gewöhnlich die Verteilung beeinflusst oder wenigstens beeinflussen kann, hier eliminiert ist. Ich denke hierbei an die Temperatur, die, wie ich oben erwähnt habe, in allen Tiefen gleich hoch ist.

Der Faktor, der allein die Verteilung, entweder direkt oder indirekt, bestimmt, ist wahrscheinlich die Lichtstärke. Es scheint, als ob *Cyclops strenuus* in den höheren Wasserschichten am gemeinsten vorkommen sollte, die am besten beleuchteten Oberflächenschichten aber meidet. Wie oben erwähnt, konnte ich das Netz nur bis zu 0,75 m Tiefe wahrnehmen. Das Wetter war hell.

### **Chydorus sphaericus.**

Nur ein einziges Exemplar, ein ♀ mit Dauereiern, wahrgenommen. Da alle Voraussetzungen in der Form der Vegetation u. s. w. für das Gedeihen dieser Art fehlen, ist sogar dieser einzige Fund erstaunlich. Obwohl ich keine submerse Bodenvegetation beobachtet habe, möchte man



dennoch annehmen, dass eine solche vorhanden ist, und dass in dieser ein kleiner *Chydorus*-Stamm vorkommt.

### *Cyclops strenuus.*

Kommt im Reliktsee gemein vor. Betreffs der Verteilung siehe oben. Erwachsene Tiere, Junge und Nauplien nahezu gleich gemein. Von den Erwachsenen sind ein wenig mehr als die Hälfte ♀. Ziemlich zahlreiche ♀ tragen Eiersäckchen.

Die Masse einiger Tiere sind ( $1/100$  mm):

♀, ♂	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂	♂	♂
Länge ohne Furka . .	144	143	136	134	132	126	122	109	105	105	104	102	100
Länge der Furka . . .	20	20	17	20	17	15	17	14	12	14	14	12	12
Länge der Furkalborsten	221	221	201	205	197	194	187	160	153	156	153	150	139

Die Zahl der Eier ist im allgemeinen 8 in jedem Sack. Zuweilen kommen nur 6 Eier vor. Die grösste Eieranzahl, die ich beobachtet habe, betrug 13 resp. 14 Eier in jedem Sack. Dieses ♀ war ungewöhnlich gross (das erste Exemplar der obigen Tabelle).

### *Tachidius longicornis.*

Nur erwachsene ♀ und ♂ kommen vor. Die ♀ tragen keine Eiersäckchen.

Die Masse einiger Tiere sind ( $1/100$  mm):

♀, ♂	♀	♀	♀	♂	♂	♂	♂
Länge ohne Furka . . . . .	63	59	59	59	63	57	52
Länge der Furka . . . . .	4	4	4	4		4	4
Länge der Furkalborsten . .	40	40	36	39	39	40	28

Sie sind also kleiner als die aus Tümpel XIII und XIV und See XXI stammenden Tiere, die ich früher (OLOFSSON 1917 a) behandelt habe. Siehe weiter Kap. III.

### *Polyarthra trigla.*

Ist im Reliktsee sehr gemein. Zahlreiche Tiere tragen Eier und zwar Subitaneier, gewöhnlich ein Ei auf jedes Tier. Wenige Tiere tragen

Eier, die bedeutend kleiner und kugelförmig sind. Diesen Eiern fehlen Fetttropfen. Während die Grösse der Subitaneier im allgemeinen etwa  $58 \times 88$  beträgt, sind diese Eier z. B.  $34 \times 37$ ,  $34 \times 41$ ,  $31 \times 41$ ,  $34 \times 44$  (alle Masse in  $\mu$ ). Ausserdem kommen sie in grösserer Anzahl vor, so dass ein Tier bis zu 4 Eier tragen kann. Diese kleinen Eier sind sicherlich ♂-Eier. Sie zeigen, dass die geschlechtliche Fortpflanzung und die Dauereierbildung bevorstehen.

Die Länge der Schwimmanhänge einiger Tiere (in  $\mu$ ) und ihre Eieranzahl und Eierart sind:

Länge der Anhänge .	177	173	173	170	167	167	167	156	153	146
Subitaneier . . . . .	1	—	—	1	1	—	2	—	—	—
♂-Eier . . . . .	—	1	—	—	—	—	—	4	2	—

Im Reliktsee finden sich auch einzelne Exemplare der forma *aptera*.

#### *Anuræa aculeata*.

Kommt selten im Reliktsee vor. Nur Tiere mit 1–2 kurzen Hinterstacheln oder ganz ohne solche sind vorhanden.

Sie stimmen hauptsächlich mit den stachellosen und kurzstacheligen Formen im See I und Teich III, die die frühesten, bei niedriger Temperatur gebildeten Formen repräsentierten, überein. Dass wir sie hier während des Abschlusses der Entwicklung wiederfinden, nachdem die Temperatur schon während einiger Zeit mit Sicherheit gesunken war, bestätigt den Zusammenhang zwischen Temperatur und Schalenform, den wir früher nachzuweisen versucht haben. Dass diese kurzstacheligen Formen während der wärmeren Zeit durch langstachelige abgelöst werden, habe ich früher gezeigt. Solche langstachelige Formen werden wir im Kleinsee XXVII, in welchem die Entwicklung nicht so weit fortgeschritten ist, wiederfinden und in diesem Zusammenhang die Verhältnisse ein wenig näher besprechen.

Die folgende Tabelle gibt die Masse etc. einiger Tiere aus dem Reliktsee an (in  $\mu$ ):

Länge ohne Stacheln . . . .	109	105	101	101	101	95
Breite . . . . .	66	73	68	71	71	71
Länge d. Vorderstacheln . .	20	27	24	31	29	29
Länge d. Hinterstacheln . .	19 u. 20	—	12 u. 20	17	—	10
Zahl d. Hinterstacheln . . .	2	0	2	1	0	1
Zahl d. Eier . . . . .	—	—	—	—	—	—

Die Tabelle zeigt, dass die Tiere bedeutend kleiner als in den vorhergehenden Gewässern sind. Aus der Länge und Anzahl der Hinterstacheln geht hervor, dass die Tiere folgenden Formen angehören, nämlich *Anuræa curvicornis* f. *brehmi*, *Anuræa valga* f. *monospina* und f. *heterospina* nebst *Anuræa brevispina*. Siehe Fig. 69 a, b, c! Eiertragende Tiere habe ich keine beobachtet.

### Kleinsee XXVII d. $\frac{16}{8}$ .

Dieses Gewässer habe ich "Kleinsee" genannt, weil es trotz seiner geringen Grösse zu demselben Typus wie der Reliktsee gehört und von den gewöhnlichen, seichten Teichen und Tümpeln wesentlich abweicht. Es liegt in der Nähe des Reliktsees, aber in bedeutend grösserer Meereshöhe, nämlich 10,9 m.

Die Grösse ist ca.  $30 \times 50$  m. Die Tiefe habe ich nicht Gelegenheit gehabt zu messen. Dass sie ein paar Meter übersteigt, habe ich doch konstatieren können.

Der Boden fällt nach aussen ziemlich steil ab und ist in einer Tiefe von etwa 30—50 cm zum Teil mit sehr spärlicher Moosvegetation bewachsen.

Zuflüsse fehlen. Bei höherem Wasserstande fliesst das Wasser des Kleinsees die Böschung hinab nach einigen weiter abwärts gelegenen seichten Tümpeln, ohne jedoch eine markierte Abflussrinne zu bilden.

Das Wasser ist klar, dunkelblau. Die Wassertemperatur ist  $6\frac{3}{4}^{\circ}$  C.

**Probe 208.** — Kleinsee XXVII d.  $\frac{16}{8}$ . Vom Ufer aus. Netz Nr. 9.

#### Crustacea.

cc — *Cyclops strenuus*.  
cc — *Cyclops strenuus*,  
Nauplien.

#### Diptera.

rr — *Chironomus*-Larven.  
Schalenteile von *Gammara-*  
*canthus*.

**Probe 210.** — Kleinsee XXVII d.  $\frac{16}{8}$ . Wie die vorhergehende Probe, aber mit Netz Nr. 25 genommen. Ausserdem.

#### Rotatoria.

ccc — *Polyarthra trigla*.



**Probe 209.** — Kleinsee XXVII d. <sup>16</sup>/<sub>s</sub>. Die Bodenmoosvegetation abstreifend. Netz Nr. 9.

**Crustacea.**

rr — *Chydorus sphaericus*.  
 rr — *Cyclops strenuus*.  
 + — *Marænobiotus brucei*.  
 rr — *Candona rectangulata*.

**Diptera.**

rr — *Chironomus*-Larven.  
 Blaugrüne Algen — +.

Bei der Dretschung in etwas grösserer Tiefe erhielt ich einige Exemplare von

*Gammaracanthus loricatus* var. *lacustris*.

Vom Reliktsee weicht der Kleinsee XXVII hauptsächlich durch das Vorkommen einer durch die schwache Moosvegetation bedingten Vegetationsfauna und dadurch ab, dass *Tachidius longicornis* und *Anuræa aculeata* im Plankton fehlen. Dass *Mysis* in den Proben nicht erhalten ist, hat weniger zu bedeuten, weil sie auch nicht in den im Reliktsee auf dieselbe Weise genommenen Proben vorhanden war.

***Chydorus sphaericus*.**

Sehr selten. Ein ♀ mit Embryonen wahrgenommen. Die geringe Grösse dieses ♀ ( $0,36 \times 0,32$  mm) und die Seltenheit der Art bestätigt meine früheren Schlussfolgerungen betreffs der Bedingungen für das Gedeihen dieser Art (S. 356).

***Cyclops strenuus*.**

Sehr gemein. Nahezu und völlig erwachsene Tiere sind selten, während Junge und Nauplien sehr gemein vorkommen. Keine ♀ tragen Eier oder Spermatophoren.

***Marænobiotus brucei*.**

Ziemlich gemein. Alle Tiere sind erwachsen, ♀ ein wenig häufiger als ♂. Die ♀ haben die Ovarien mit Eiermasse gefüllt. Keine Paare kopulierend.

Die zu dieser Art gehörenden Tiere (ich habe eine grosse Anzahl näher untersucht) variieren in diesem Gewässer in hohem Grade, vor

allem in dem Bau des P. 5 (siehe OLOFSSON, 1917 a.) Es scheint, als ob die Variation hier stärker auftrat als in anderen Gewässern.

### **Polyarthra trigla.**

Sehr gemein. Die Tiere sind ungewöhnlich durchsichtig und schlank. Eiertragende Tiere kommen ziemlich gemein vor. Nur Subitaneier, ein Ei für jedes Tier. Die Länge der Schwimmanhänge einiger Exemplare wechselt zwischen 143—170  $\mu$ .

#### **Kleinsee XXVIII d. $16/8$ .**

Von demselben Typus und derselben Grösse wie der vorhergehende und in der Nähe desselben gelegen. Er weicht von diesem nur dadurch ab, dass er einer submersen Moosvegetation völlig entbehrt und trüberes Wasser hat. Ein alter Schneehaufen ist kürzlich von der Böschung in das Wasser hinuntergefallen und hat wahrscheinlich die normale Temperatur erniedrigt. Die *Wassertemperatur* war nur  $3\frac{1}{2}^{\circ}$  C.

Bei höherem Wasserstande fließt der See, ohne eine markierte Abflussrinne zu bilden, nach dem Reliktsee ab.

**Probe 211.** — Kleinsee XXVIII d.  $16/8$ . Im freien Wasser. Netz Nr. 9. Für die Rotatorien ergänzt durch die mit Nr. 25 genommene Probe 212.

#### **Crustacea.**

- c — *Cyclops strenuus*.  
c — *Cyclops strenuus*,  
Nauplien.

- rr — *Notholca striata* (1 Ex.).  
c — *Anuraea aculeata*.

#### **Diptera.**

- + -- *Chironomus*-Larven.

#### **Rotatoria.**

- cc — *Polyarthra trigla*.

Da im Kleinsee XXVII keine Moosvegetation vorhanden ist, fehlen auch alle Vegetationsarten.

### **Cyclops strenuus.**

Wie im Kleinsee XXVII sind erwachsene Tiere, sowohl ♀ als ♂, selten, Junge und Nauplien gemein. Keine ♀ tragen Eier.

**Polyarthra trigla.**

Sehr gemein. Nur wenige Tiere tragen Eier und zwar immer ein Subitanei. Die Länge der Schwimmanhänge einiger Exemplare wechselt zwischen 150—177  $\mu$ .

**Anuræa aculeata.**

Gemein. Alle Exemplare haben zwei, ungefähr gleich lange Hinterstacheln und gehören am nächsten zu *Anuræa aculeata typica*, obwohl die Stacheln gerade nach hinten gerichtet und nicht so divergierend sind wie bei dieser. Siehe Fig. 69 d.

Wenige Tiere tragen Subitaneier.

Die Masse etc. einiger Exemplare sind (in  $\mu$ ):

Länge (ohne Stacheln) . .	119	119	119	117	117	114	102
Breite . . . . .	76	71	87	78	83	82	75
Länge d. Vorderstacheln .	37	29	41	37	44	41	29
Länge d. Hinterstacheln .	37 u. 41	31 u. 31	42 u. 44	39 u. 41	41 u. 41	37 u. 39	10 u. 20
Zahl d. Hinterstacheln . .	2	2	2	2	2	2	2
Zahl d. Eier . . . . .	1	1	1	—	—	—	—

Vergleich zwischen der Fauna des Reliktsees und der Kleinseen  
nebst ein paar Worten über die Entstehungs-  
geschichte dieser Seen.

Der Reliktsee und die Kleinseen zeichnen sich sowohl morphologisch als betreffs der Zusammensetzung der Fauna etc. durch grosse Übereinstimmungen aus. Alle sind mit verhältnismässig grosser Tiefe und sterilen Ufern, die einer Moosvegetation entbehren, versehen. Seichte Partien mit Vegetation fehlen in der Regel ganz. Eine Ausnahme hiervon bildet nur der Kleinsee XXVII, der eine schwache submerse Moosvegetation hat.

Eine Folge hiervon ist teils, dass die Temperatur nicht so hoch steigen kann wie in den seichten Gewässern, teils dass die an die Moosvegetation gebundenen Tierarten ganz fehlen. Auch in dieser Hinsicht bildet jedoch der Kleinsee XXVII eine Ausnahme, indem er ein paar in der schwachen Moosvegetation lebende Arten beherbergt. Dass ich überhaupt diesen unter die anderen aufnehme, beruht darauf, dass er teils durch Tiefe, Temperatur u. s. w. demselben morphologischen Typus ange-



hört, teils in der Zusammensetzung der Planktonfauna mit diesen übereinstimmt.

Die Planktonfauna dieser Seen wird dadurch gekennzeichnet, dass *Cyclops strenuus* sehr gewöhnlich ist und ausser dieser Art nur *Polyarthra trigla* in allen diesen Seen vorkommt. In zwei Seen kommt ausserdem *Anuræa aculeata* vor. Der Reliktsee allein beherbergt daneben *Tachidius longicornis*.

In allen diesen Seen fehlen weiter *Daphnia pulex* und *Eurytemora raboti*, die wir früher als in den meisten Gewässern sehr gemein vorkommende Planktonarten kennen gelernt haben. Betreffs *Daphnia pulex* beruht dies wahrscheinlich auf dem Fehlen der Vegetation. Obwohl diese Art eine ausgeprägte Planktonart ist, die stets die Vegetation meidet, ist es doch wahrscheinlich, dass die Vegetation notwendig ist, um die Ehippien zu befestigen und zu schützen, wenn sie im Herbst gegen das Ufer treiben. Dass dieselbe Ursache das Fehlen der *Eurytemora raboti* nicht hervorgerufen hat, geht aus ihrem Vorkommen in den völlig vegetationsfreien Brackwasseransammlungen deutlich hervor. Möglicherweise ist für das Fehlen dieser Art die niedrige Temperatur als ausschlaggebend anzusehen, die vielleicht auch das Fehlen der *Daphnia pulex* verursacht hat. Anderer möglichen Ursachen nicht zu vergessen. Auf diese Frage werde ich jedoch später bei der speziellen Behandlung dieser Arten zurückkommen.

Ein Vergleich dieser drei Seen zeigt, dass die Fauna in verschiedenen Seen auf verschiedenen Entwicklungsstufen steht. Was *Cyclops strenuus* anbetrifft, so zeigt die obige Darstellung, dass die Entwicklung im Reliktsee am weitesten vorgeschritten ist. Während in den Kleinseen nur vereinzelte Tiere erwachsen sind und keine Tiere Eier gebildet haben, ist dies im Reliktsee sehr gewöhnlich.

Von Interesse, aber nicht so beweisend ist, dass das im Reliktsee erhaltene Exemplar von *Chydorus sphaericus* Dauereier, das im Kleinsee XXVII erhaltene aber Embryonen trägt.

Gehen wir weiter zu den Rotatorien über, so sehen wir, dass *Polyarthra trigla* ausser Subitaneiern im Reliktsee auch ♂-Eier hat, was darauf deutet, dass die Entwicklung bald abgeschlossen ist. In den Kleinseen kommen dagegen nur Subitaneier vor.

Diese drei Arten zeigen also, dass im Reliktsee die Entwicklung weiter vorgeschritten ist als in den Kleinseen.

Dies spricht seinerseits mit Bestimmtheit für die Berechtigung der oben gegebenen Deutung der Verhältnisse von *Anuræa aculeata*. Im Kleinsee XXVIII, wo die Entwicklung nicht so weit fortgeschritten ist, kommt *Anuræa aculeata* gemein vor und tritt nur als forma typica (etwas modifiziert) auf. Einige Tiere tragen Eier. Im Reliktsee ist *Anuræa aculeata* selten. Es kommen nur kurzstachelige oder stachellose Tiere vor.

Dieses spätere Stadium ist vom ersteren leicht abzuleiten. Im Kleinsee XXVIII leben noch die langstacheligen Sommerformen. Nur ein Teil derselben trägt Eier. Denken wir uns jetzt, dass diese Eier entwickelt werden, so erhalten wir eine geringe neue Generation, die, weil sie bei niedriger (sinkender) Temperatur geboren ist, mit kurzen Stacheln versehen ist oder solcher sogar entbehrt. Wir erhalten also eine ebensolche *Anuræa*-Population wie die im Reliktsee jetzt lebende. Die frühere, langstachelige Generation ist hier gestorben, und die neue ist noch nicht zur Eierbildung übergegangen, eine Eierbildung, die ♂- und Dauereier hervorbringen dürfte.

Diese Seen bieten ein besonderes Interesse dadurch, dass *Mysis oculata* var. *relicta* und *Gammaracanthus loricatus* var. *lacustris* in denselben vorkommen. Das diesbezügliche Interesse wird um so grösser, als ihr Vorkommen in diesen Seen dieselbe Geschichte, die zu ihrem Vorkommen als Relikten in einigen schwedischen Binnenseen führte, abspiegelt, obwohl in diesem Falle andere Ursachen wirksam gewesen sind.

Nach B. HÖGBOM (1911) ist der Verlauf folgender gewesen.

Als die Halbinsel, auf welcher diese Seen liegen, und die jetzt die Credner-Moräne genannt wird, sich bildete, wurde die Braganzabucht und das Kjellström-Tal durch den weit sich vorschiebenden Paula-Gletscher zu einem eisgestauten See aufgedämmt (siehe die Karte, Fig. 15). Dieser eisgestaute See, den ich im Folgenden den Braganzaeissee nennen werde, hat zahlreiche Spuren alter Strandlinien hinterlassen, nach B. HÖGBOM bis zu einer Höhe von wenigstens 8 m über dem Fjord. Ich selbst habe solche alte Strandlinien einige Meter höher als der Kleinsee XXVII, das heisst höher als 11 m über dem Fjord, beobachtet.

Die drei obigen Seen wie die hier untersuchten Tümpel haben also einst Teile des Braganzaeissees gebildet.

Im Folgenden werde ich mich hauptsächlich mit dem Reliktsee, in welchem diese Arten beide gefunden sind, beschäftigen.

Im Braganzaeissee kamen mit Sicherheit sowohl *Mysis* als *Gammaracanthus* vor. Sie passten sich auch hier allmählich vom salzigen dem süssen Wasser an, in derselben Weise, wie in Skandinavien diese Anpassung für einen grossen Teil der hiesigen Relikten im Ancylussee stattgefunden hat. Als das Eis sich später zurückzog, blieb die Braganzabucht nach wie vor ein Süsswassersee, durch die Moräne abgesperrt und mit seinem Abfluss über dieselbe, bis sein gegenwärtiger Abfluss zwischen Kap Barry und Kap Littrow sich gebildet hatte. Schon früher ist jedoch der Reliktsee von den übrigen Teilen des Braganzaeissees isoliert worden, was daraus hervorgeht, dass grosse Teile der Moräne auf niedrigerem Niveau liegen, als der Reliktsee lag, ehe der gegenwärtige Abfluss völlig hinuntererodiert war. Wir dürften sicher-

lich die Isolierung des Reliktsees als gleichzeitig mit dem Abschmelzen der Eisbarriere und von diesem abhängig anzusehen haben.

Dass *Mysis* und *Gammaracanthus* schon bei dieser Isolierung im Reliktsee vorhanden waren und nicht später in diesen hineingelangt sind, beweisen mehrere Verhältnisse. Erstens ist es deutlich, dass der Reliktsee niemals mit dem Fjord in Verbindung gestanden hat. Die

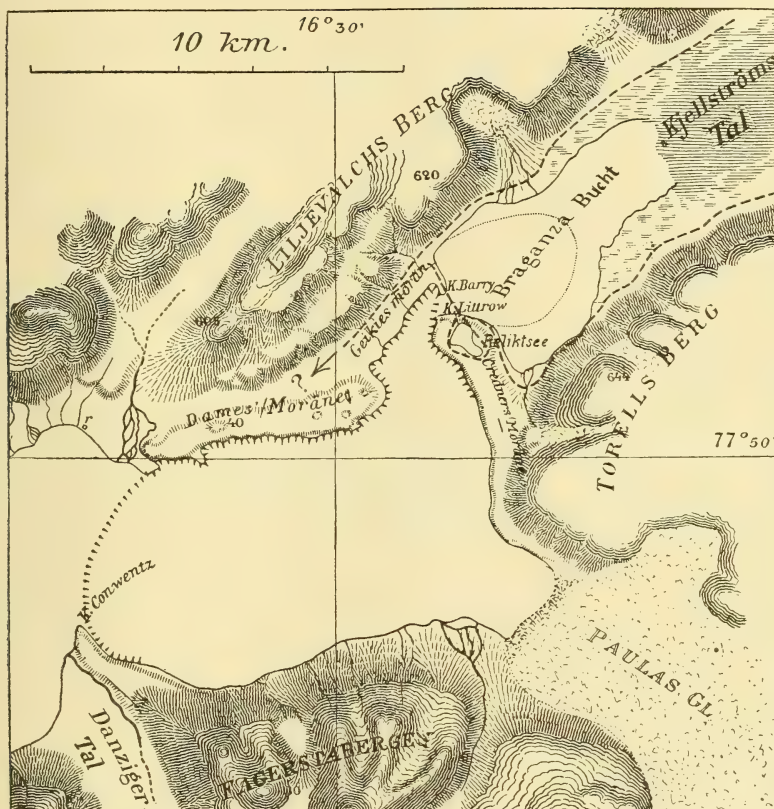


Fig. 15. Der innere Teil der Van Mijen-Bay (nach B. HÖGBOM, 1911).

... Frühere Ausbreitung des Paula-Gletschers.  
 --- Ufer des Braganza-Eissees.

mehrere Meter eingeschnittene Abflussrinne zeigt nämlich, dass seine Oberfläche früher bedeutend höher als jetzt gelegen hat. Andererseits beweist der hohe und steile, abradierte Strandabhäng des Fjords bei Kap Littrow, dass lange kein Sinken der Fjordoberfläche (negative Niveauveränderung) stattgefunden hat. Auch andere Verhältnisse beweisen, dass eine negative Niveauveränderung ausgeschlossen ist (vergl. HÖGBOM). Eine beträchtlich höhere Fjordoberfläche ist also seit der



Isolierung des Reliktsees nicht vorhanden gewesen, und die Oberfläche des Reliktsees war niemals niedriger als jetzt.

Diese Verhältnisse schliessen offenbar eine direkte Verbindung mit nach beiden Seiten fließendem Wasser zwischen See und Fjord aus, lassen aber die Möglichkeit offen, dass die betreffenden Arten den Abfluss des Sees hinauf gewandert sind.

Aus dem Vorhergehenden geht klar hervor, dass keine Zeit hierzu so geeignet gewesen ist wie die jetzige. Eine Einwanderung während der jetzt herrschenden Verhältnisse halte ich jedoch für ganz ausgeschlossen. Die Abflussschwelle des Reliktsees liegt gegenwärtig etwa 1,5 m über dem Hochwasserniveau des Fjords. Der Abfluss, der nur 50—100 m lang ist, wird darum schnell strömend, was der steinige, schlammfreie Boden auch beweist. Hierzu kommt, dass die Abflussrinne während des grössten Teils des Jahres mit Eis gefüllt ist. Dass diese Arten gegen ein so schnell strömendes Wasser nicht aufwärtsgehen können, halte ich für vollkommen sicher, und diese Auffassung ist nicht nur subjektiv. Ich stütze sie auf einige Beobachtungen über die Fähigkeit einer dieser Arten (*Mysis*), gegen fließendes Wasser zu wandern. Hier möchte ich nur Folgendes erwähnen.

An der Südseite der Sassen-Bay, nördlich vom Mount Marmier, liegen einige Lagunen<sup>1</sup> mit süßem Wasser, die in den Fjord hinausfließen. Bei Flut fließt aber das Fjordwasser in diese Lagunen hinein, bei Ebbe wieder hinaus. Mit diesem langsam hineinfließenden Wasser gehen Massen von *Mysis* (und eine Amphipode), um bei Ebbe wieder hinauszufliessen. Trotzdem das Wasser sehr langsam fließt, können sie niemals gegen die Stromrichtung schwimmen oder kriechen, sondern folgen immer ganz passiv der Strömung. Ähnliche Verhältnisse habe ich auch in anderen Fällen beobachten können. In Bezug auf *Mysis* scheint mir also klar zu sein, dass sie nicht einmal schwache Wasserströmungen überwinden kann.<sup>2</sup> Sie geht passiv mit dem fließenden Wasser mit, auch wenn sie dabei ihrem Untergang entgegengeht. Dass sie einen so starken und schnellen Strom wie den aus dem Reliktsee fließenden überwinden könnte, halte ich für ganz ausgeschlossen.

Was *Gammaracanthus* anbelangt, so zeigt weiter sein Vorkommen im Kleinsee XXVII mit voller Sicherheit, dass er während des Eissee-stadiums in diese Seen hineingelangt ist. Dieser See liegt nämlich in 11 m Meereshöhe und hat niemals mit dem Fjord in direkter Verbindung

<sup>1</sup> Bei \* auf der Karte S. 188.

<sup>2</sup> Diese Schlussfolgerung widerstreitet der bisherigen Theorie, dass *Mysis* in die norddeutschen Seen durch aktive Wanderung gegen den Strom hineingekommen ist. Durch die neulich erschienene, hochinteressante Arbeit A. I. HÖGBOMS (1917) ist aber das Vorkommen von *Mysis* in diesen Seen auf eine genügende Weise erklärt, und zwar durch frühere eisgestaute Seen.

gestanden. Sein periodischer Abfluss gewährt auch keine Möglichkeit einer aktiven Einwanderung.

Dass andererseits nicht eine passive Verschleppung das Vorkommen dieser Arten in den Seen verursacht hat, muss man als ziemlich sicher annehmen.

Die obige Auseinandersetzung berechtigt zu folgender Schlussfolgerung: *Mysis* und *Gammaracanthus* kommen hier als Relikten zu einer Zeit vor, wo diese Seen Teile eines durch den Paulagletscher abgesperrten, ausgesüßten Teils des Fjords, des Braganzaeissee, bildeten, in welchem ihre Anpassung an das süsse Wasser stattfand.

Wir sehen hier während einer späteren Zeit und in kleinerem Massstab dieselbe Geschichte sich wiederholen, die zu der Isolierung und dem Reliktwerden dieser und anderer Arten in den schwedischen Binnenseen führte, obwohl in diesem Falle andere Ursachen als Eisabspernung wirksam waren.<sup>1</sup>

Wir können diesen Vergleich noch weiter verfolgen und darauf aufmerksam machen, dass sowohl hier als im Gebiet des ehemaligen Ostseebeckens die Relikten nur in den tiefsten Gewässern vorkommen, und dass wahrscheinlich die höhere und wechselnde Temperatur der kleineren Gewässer in beiden Fällen ihr Fehlen in diesen verursacht hat. Auf Spitzbergen dürfte sicherlich das vollständige Zufrieren der Kleingewässer im Winter eine noch wichtigere Ursache hiervon sein.

---

### KAP. III.

## Crustacea.

### A. Besprechung der einzelnen Arten.

#### Malacostraca.

#### Schizopoda.

#### 1. *Mysis oculata* FABR. var. *relieta* (LOVÉN).

Bei der Behandlung dieser Form gehe ich von einer noch nicht veröffentlichten Abhandlung des in vorliegender Arbeit mehrmals zitierten, bekannten Süßwasserbiologen Privatdozenten Dr. S. EKMAN aus, der

<sup>1</sup> Die Übereinstimmung mit dem Reliktwerden der *Mysis* in den norddeutschen Seen, wie A. G. HÖGBOM es neulich (1917) geschildert hat, ist aber vollkommen.

mir gütigst das Manuskript zur Verfügung gestellt hat. EKMAN's Arbeit wird als Nr. 6 der Serie "Studien über die marinen Relikte der nord-europäischen Binnengewässer" erscheinen, die von ihm in der Zeitschrift "Internationale Revue der ges. Hydrobiologie" veröffentlicht wird und die morphologischen Veränderungen der nordeuropäischen Relikten behandelt. Die Arbeit gründet sich auf ein von verschiedenen Orten herstammendes reichhaltiges Material.

EKMAN weist hier nach, dass der grössere Teil der Charaktere, auf die hin SARS (1879) *Mysis oculata* und *relicta* voneinander schied, mit der Grösse wechselt, und dass sie nur als Zuwachsunterschiede aufzufassen sind. Er fasst die wenigen vorhandenen konstanten Unterschiede in folgender Diagnose von *M. relicta* zusammen: "Der *M. oculata* sehr ähnlich, aber: Breite der Schuppe des 2. Antennenpaares grösser als bei *M. oculata* (etwa 22—27 % der Länge, bei der letztgenannten Art etwa 20 %); Telson nur wenig länger als das letzte Abdominalsegment, am Ende weniger tief eingeschnitten (Tiefe des Einschnittes 8,3—17 % der Telsonlänge, bei *M. oculata* 18,8—24,4 %), die Ränder des Einschnittes nicht gebogen, sondern gerade, mit weniger zahlreichen Zähnen versehen. Die hintersten der Aussenrandzähne des Telsons entspringen ein wenig entfernter von der Telsonspitze als bei *M. oculata*. Unter diesen Merkmalen ist die Form des Telsonseinschnittes das wichtigste."

EKMAN zeigt ferner, dass man nicht wie bei *Limnocalanus macrurus* (vgl. EKMAN 1913 a) eine Steigerung der morphologischen Veränderungen mit der Dauer des Süsswasserlebens nachweisen kann, sondern dass der *relicta*-Typus völlig gleich ausgeprägt in den jüngsten wie in den ältesten Seen ist. Und nicht genug hiermit, so ist auch die Ostseeform eine typische *relicta*, weshalb es wahrscheinlich ist, dass schon ein Übergang von Salz- zu Brackwasser genügt, um den Übergang von dem einen morphologischen Typus zu dem anderen hervorzurufen.

EKMAN schliesst seine Behandlung dieser Form mit folgender Bemerkung: "Dass somit die Grenze zwischen *M. oculata* und *M. relicta* von den Brackwassertieren nicht überbrückt wird, macht die Selbständigkeit der letztgenannten Art deutlicher, als sie es zuvor erschienen ist. Ich sehe mich daher gezwungen, meine früher geäusserten Bedenken fallen zu lassen und, wie ich es in diesem Zusammenhang getan habe, *M. relicta* als eigene Art zu betrachten." Vgl. EKMAN 1913.

Ich habe auf Spitzbergen *Mysis* erbeutet teils in dem Gebiet auf Credners Moräne, wo sie als Relikt in süssem Wasser vorkam, unter Umständen, über die ich u. a. bei der speziellen Behandlung dieses Lokals näher berichtet habe (siehe S. 370 ff.), teils in Strandlagune XI in Süssbrackwasser, teils in dem Ausfluss der Strandlagunen im Innern der Sassen-Bay, über die ich auf S. 372 berichte. Die Strandlagune XI hat im inneren Teile süssem Wasser, und ihr Salzgehalt im äusseren Teile wechselt mit dem durch die ca. 1 m tiefe und mehrere Meter breite



Abflussrinne vor allem bei Flut einströmenden salzigen Fjordwasser. In dem Teil, wo *Mysis* gefangen wurde, war das Wasser zur Zeit des Fanges dem Geschmack nach süß. Die Tiefe betrug weniger als 1 m. (Vgl. S. 286.)

In den Strandlagunen in der Sassen-Bay ist das Wasser süß ausser bei den Gelegenheiten, wo das Fjordwasser bei Flut in sie hineinströmen kann. Im Gegensatz zu den Verhältnissen in Strandlagune XI ist die Abflussrinne sehr seicht und schmal, und das Fjordwasser kann nur bei hoher Flut einströmen. Mit diesem einströmenden Fjordwasser kommt *Mysis* in grosser Menge mit, geht aber wieder mit dem Strom hinaus, wenn das Wasser des Fjords bei Ebbe sinkt.<sup>1</sup> Sie gehört also nicht der Fauna der Lagune, sondern der des Fjordes an.

Folgende *Mysis*-Formen können also unterschieden werden:

- 1) relikte Süßwasserform,
- 2) Brackwasserform,
- 3) Fjordform.

Um ein klareres Bild von den verschiedenen Formen zu geben, teile ich Masse von einigen Exemplaren von jedem der beiden Lokale mit und vergleiche diese mit den Grenzwerten für *M. oculata* aus Grönland und *M. relicta* aus den Binnenseen Skandinaviens nach EKMAN. Die Aufstellung der Tabelle stimmt mit der EKMAN's überein gleichwie auch die Messmethode, m. a. W.: "Die Körperlänge wurde von der Stirnspitze bis zu den Seitenspitzen des Telsons gemessen. Die Länge der Antennenschuppe wurde vom Anfang des Aussenrandes, diejenige des Innenastes der Antenne längs der medianen Seite, diejenige des Telsonseinschnittes" dagegen nicht, wie EKMAN sie gemessen, "von den Spitzen der inneren Dorne zu den Spitzen der Eckdorne gemessen", sondern von bzw. bis zur Basis dieser Dorne, da die Form des Einschnittes unabhängig von der Länge der Dorne und eben diese Form es ist, die man in Massen ausgedrückt wünscht. Die Eckdorne können ausserdem abgebrochen und verschieden lang sein. Der Unterschied nach diesen Messmethoden untersteigt jedoch 1 %, weshalb EKMAN's und meine Masse jedenfalls vergleichbar sind.

Diese Tabelle zeigt, dass die relikte Süßwasserform Spitzbergens bezüglich der "Breite der Schuppe in % ihrer Länge" eine extreme var. *relicta* ist, die hierin alle Exemplare EKMAN's aus den Binnenseen Skandinaviens übertrifft. Auch betreffs des zweiten wichtigen Merkmals gibt sich ihre *relicta*-Natur sehr deutlich kund. Die "Tiefe des Einschnittes in % der Telsonlänge" ist nämlich verhältnismässig niedrig. Die Anordnung der letzten der Seitendorne des Telsons ist gleichfalls typisch für var. *relicta*, d. h. der letzte Dorn sitzt unge-

<sup>1</sup> Die Tiere wurden in der Weise gefangen, dass ich bei Ebbe ein feinmaschiges Metalldrahtsieb in der Abflussrinne aufgestellt hatte, in welchem die Tiere stecken blieben, wenn sie mit dem ausgehenden schwachen Strome mitgingen.

	Reliktsee				Brackwasserlagune				Fjord				<i>M. oculata</i> n. EKMAN. Grönland	<i>M. relicta</i> n. EKMAN. Skand. Binnen- seen
	Ex. Nr.				Ex. Nr.				Ex. Nr.					
	1	2	3	4	1	2	3		1	2	3			
Körperlänge in mm . . . . .	—	15,2	14,6	11,3	9,3	9,1	8,6		10,7	10,6	9,0	8—23	14,8—20,2	
Antennen des 2. Paares:														
Breite der Schuppe in % ihrer Länge . . .	—	27	27,6	28	23,2	27	24,4		22	20,1	20,7	20,2—21,2	22,1—27	
Länge d. 3 ersten Glieder d. Innenastes in % d. Schuppenlänge . . . . .	—	63,9	63,8	63,4	60,5	64,8	62,8		62	65,4	63,6	42,5—53,9	51,3—65,5	
Telson:														
Länge in % der Länge des letzten Segments	111	106,9	105,5	112,7	108	109	100		120,5	112,8	115	126,5—135,8	107—126	
Breite in % der Länge . . . . .	43,6	44	46,6	45,5	50	52,8	52,8		45,7	45,5	45,8	34,7—38,8	31—41,1	
Tiefe des Einschnittes in % der Telsonlänge	14,1	11,3	13	11,3	9,7	9	10		18,1	14,7	14,4	18,8—20,2	10,7—17	
Zahl der Dorne jederseits am Aussenrande	21+22	18+22	18+18	20+20	18+20	17+18	17+19		21+22	19+21	24+21	18—27	15—22	
» » des Einschnittes . . . . .	57	38	36	39	25	25	22		47	38	32	37—75	29—46	
Innenast des Uropoden:														
Länge in % der Telsonlänge . . . . .	90,1	95	93,1	96,2	92,7	101,4	102,8		93,6	95,5	94	85,5—93	84,2—96,9	
Dorne am Innenrande beider Innenäste .	6+6	6+6	5+5	5+5	5+4	4+4	4+4		5+6	4+4	5+5	4—6	4—6	

fähr in gleicher Höhe wie die Basis des Einschnitts und nicht oder höchstens unbedeutend hinter diesem, worauf die 2—3 davor sitzenden

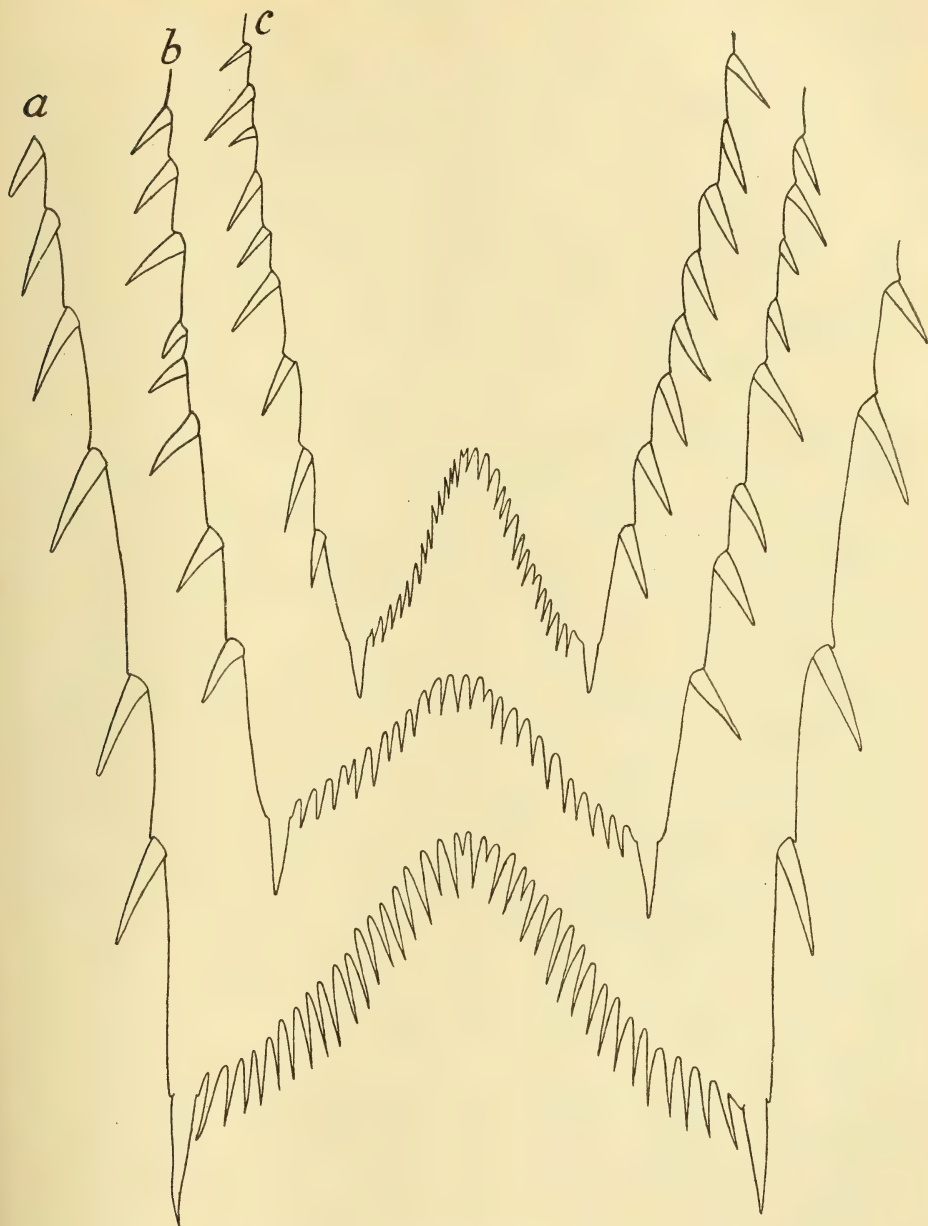


Fig. 16. *Mysis oculata* FABR. var. *relictæ* LOVÉN. Telson.

Dorne mit längeren Zwischenräumen als bei den der Basis des Telsons näher sitzenden folgen (Fig. 16 a). Dieses letztere Merkmal habe ich



stets die var. *relicta* Spitzbergens in bestimmtem Gegensatz zu der Hauptart kennzeichnend gefunden. Nach EKMAN ist es dagegen an dem abgebildeten Exemplar aus dem Finnischen Meerbusen nicht vorhanden (Fig. 1, d).

Die übrigen Merkmale, in denen ein bestimmter Unterschied zwischen der Hauptart und der var. *relicta* nachgewiesen werden kann, stellen gleichfalls deutlich die relikte Süsswasserform Spitzbergens zu der letzteren, eine Tatsache, die klar aus der Tabelle hervorgeht.

Die Brackwasserform, die gleich der vorhergehenden der var. *relicta* angehört, ist durch ein sehr extremes *relicta*-Merkmal gekennzeichnet. Der Telson einschnitt ist nämlich sehr seicht, nur 9—10 % der Telsonlänge betragend, und hat fast ganz gerade Seiten (Fig. 16 b). Auch die Anordnung der Dorne beiderseits des Telsons, die "Breite der Schuppen" usw. stellen sie sehr deutlich zur var. *relicta*. Da die gemessenen Exemplare klein sind (grössere fanden sich nicht), liesse es sich als möglich denken, dass die extremen *relicta*-Züge teilweise hierauf beruhten. EKMAN's Untersuchungen zeigen jedoch, dass, wenn man möglicherweise von den ganz kleinen Tieren absieht, auch so kleine Exemplare wie die von mir gemessenen in den hier fraglichen Merkmalen nicht von den grösseren abweichen, weshalb diese Brackwasserform nicht nur als eine typische, sondern sogar als eine ziemlich extreme var. *relicta* betrachtet werden muss.

Die Exemplare aus dem Fjord gehören dagegen der Hauptart an. Sie können jedoch nicht als völlig typisch angesehen werden, da der Telson einschnitt relativ seicht ist mit nur schwach gebogenen Seiten. Einige Exemplare liegen in dieser Hinsicht deutlich diesseits der Grenzen, die EKMAN für var. *relicta* angegeben hat. So z. B. ist bei dem 9 mm langen Exemplar die "Tiefe des Einschnittes in % der Telsonlänge" = 14,4 und die "Zahl der Dorne des Einschnittes" = 32. Bei *M. relicta* sind nach EKMAN diese Masse = 10,7—17 bzw. 29—46, bei *M. oculata* 18,8—20,2 bzw. 37—75. Hierbei ist zu beachten, dass unter diesen *M. oculata* (nach EKMAN) auch so kleine Exemplare wie 8 mm grosse (Masse 19,4 bzw. 37) vorhanden waren, weshalb die Verschiedenheiten nicht darauf beruhen können, dass die von mir gemessenen Exemplare klein sind.

Auch betreffs der "Länge d. 3 ersten Glieder d. Innenastes in % d. Schuppenlänge" nähern sich die Fjordexemplare der var. *relicta*.

Die Anordnung der Dorne an den Telsonseiten, die "Breite der Schuppe in % ihrer Länge" usw. sind dagegen typische *oculata*-Züge.

Wenn man also auch die Fjordexemplare in erster Linie der Hauptart zuweisen muss, so stehen sie doch in einigen wichtigen Merkmalen der var. *relicta* nahe.

Schon EKMAN's Tabellen, welche zeigen, dass auch in den wichtigsten Merkmalen die *oculata*- und die *relicta*-Formen einander tangieren,

haben mich veranlasst, die Artberechtigung der *relicta*-Form in Frage zu ziehen. Diese Ansicht gewinnt in hohem Grade Bestätigung durch die oben geschilderten Fjordexemplare, die die zwischen diesen Formen bestehende Lücke vollständig überbrücken. Ich habe daher die *relicta*-Form unter dem Namen *M. oculata* var. *relicta* aufführen zu müssen geglaubt. Ausser diesen an und für sich hinreichend starken Gründen für ihre Streichung als selbständige Art werde ich weiter unten noch einige weitere anzuführen haben.

Die oben geschilderten Formen von *M. oculata* var. *relicta* bieten ein recht grosses theoretisches Interesse dar. Sie bestätigen völlig EKMAN's Annahme, dass bereits Übergang von salzigem zu brackigem Wasser dazu genügt, um die Hauptart in die var. *relicta* übergehen zu lassen. Sie geben auch eine Andeutung davon, wie rasch dieser Übergang sich vollziehen kann, und tragen auch im übrigen zur Kenntniss der Biologie der var. *relicta* auf Spitzbergen bei.

Der Salzgehalt des Wassers in Strandlagune XI, in welchem die Brackwasserform der var. *relicta* gefangen wurde, wird theils durch die Reichlichkeit des vom Lande her zuströmenden Süsswassers, theils durch die Menge des einströmenden Fjordwassers bedingt, welch letztere mit Ebbe und Flut wechselt. Man dürfte also als sicher anzusehen haben, dass der Salzgehalt recht beträchtlich variiert und von ganz süss bei Niedrigwasser und reichlichem Zufluss von Land her bis zu fast demselben Betrage wie draussen im Fjorde (ca. 27 ‰ an der Oberfläche) bei Hochflut und geringem Zufluss von Land her ansteigen kann. Die Fauna der Lagune erweist sich auch als ausschliesslich aus mehr oder weniger deutlich euryhalinen Brackwasserformen bestehend (siehe S. 286).

Zweifellos ist *Mysis* in die Lagune mit dem bei Hochwasser einströmenden Fjordwasser ganz auf dieselbe Weise hineingekommen, wie die oben geschilderten Fjordexemplare in die Lagune in der Sassen-Bay. Sind die von mir untersuchten Exemplare selbst vom Fjord her als ganz junge Individuen hineingekommen, so wäre ein Übergang von der Hauptart zur var. *relicta* schon während des Lebens des Individuums möglich. Eine nähere Prüfung der Verhältnisse spricht in der Tat hierfür. Die ziemlich tiefe und breite Verbindungsrinne mit dem Fjord begünstigt in noch höherem Grade als in der Lagune in der Sassen-Bay das Einströmen von Fjordexemplaren. Hierzu kommt, dass alle Exemplare von *Mysis*, die ich in Strandlagune XI gefangen habe, höchst unbedeutend an Grösse variieren. Sowohl sehr junge als auch ausgewachsene Exemplare fehlen vollständig in den Proben, was entschieden gegen die Annahme eines an die Lagune ständig gebundenen *Mysis*-Bestandes spricht. Ein solcher setzt nämlich eine bedeutend grössere Anzahl verschiedener Stadien voraus, wie wir sie auch in den Seen finden, in denen *Mysis* relikte ist. Dagegen zeigt *Mysis* in den Proben aus der Sassen-Bay eine überraschend grosse Übereinstimmung mit *Mysis* in Strandlagune XI insofern, als alle



Exemplare ungefähr gleich gross und ausserdem ungefähr ebenso gross sind wie die zur selben Zeit (obwohl im folgenden Jahre) gefangenen Exemplare in Strandlagune XI.

Gegen die Annahme, dass die Lagune einen ständigen Brack- oder Süsswasserbestand von *Mysis* beherbergt, spricht auch der Umstand, dass das Wasser der Lagune während des Winters, da süsses Wasser nicht zuströmen kann, sicherlich völlig salzig und der süsse Teil der Lagune ausgefroren ist. Der *Mysis*-Bestand der Lagune muss also entweder in salzigem Wasser überwintern — ist m. a. W. kein reiner Brack- oder Süsswasserbestand — oder während des Winters in dem süssen, ausgefrorenen Teil der Lagune untergehen.

Ein anderer Umstand, der gleichfalls dafür spricht, dass diese *relicta*-Form während eines früheren Stadiums aus dem Fjord hineingekommen ist, ist der, dass in den Lagunen, die nicht in offener Verbindung mit diesem stehen, z. B. in Strandlagune XII, *Mysis* fehlt. Da hierzu kommt, dass es mir weder bei Dretschungen noch mit dem Netz gelungen ist, ein einziges Exemplar von *Mysis* in den Wasseransammlungen zu erhalten, von denen man annehmen muss, dass sie früher derartige Strandlagunen dargestellt haben, so will es scheinen, als wenn *Mysis* hier nicht direkt vom Fjordleben zu permanentem Lagunen- und Süsswasserleben übergehen könnte, obwohl ein solcher Übergang für gewisse Zuwachsstadien möglich ist. Eine hochgradige Unempfindlichkeit gewisser Stadien sowohl für Salzgehalt als für Temperatur hindert nämlich nicht, dass andere Stadien (z. B. Ei, Embryo) sehr empfindlich für Veränderungen dieser Art sein können.

Alles in allem erachte ich es für wahrscheinlich, dass der *Mysis*-Bestand in Strandlagune XI von dem Fjord her in einem früheren Stadium eingewandert ist, was seinerseits voraussetzt, dass *Mysis oculata* bei der Verpflanzung aus Salzwasser in brackiges (oder süsses) Wasser schon während des Lebens des Individuums in *M. oculata* var. *relicta* übergeht.

Jedenfalls ist es klar, dass die zwischen diesen Formen bestehenden Verschiedenheiten nicht erblich fixierte, sondern durch die äusseren Verhältnisse direkt hervorgerufene, nicht vererbgbare Modifikationen sind, ein Verhältnis, das v. HOFSTEN schon 1911 (S. 42) vermutet und auch EKMAN (1913a) zuvor für wahrscheinlich gehalten hat. Derartige Modifikationen sind seit lange unter den Pflanzen wohlbekannt. Bei den Crustaceen finden wir einen völlig analogen Fall in *Artemia salina*. Gleichwie man es bei dieser Art getan hat, müsste es ein Leichtes sein, experimentell die Reaktion dieser *Mysis*-Formen gegen Veränderungen des Salzgehalts zu untersuchen.

Auch aus diesen Gründen muss man es demnach als unzweckmässig ansehen, var. *relicta* als eine selbständige Art aufzuführen.

Die Fjordform von *M. oculata*, die eine Zwischenstellung zwischen



der Hauptart und var. *relicta* einnimmt, ist offenbar ebenfalls eine solche Modifikation oder ein Phänotyp. Wahrscheinlich bildet der ziemlich niedrige Salzgehalt der inneren Oberflächenschicht des Fjordwassers die Ursache für die Entstehung dieses Phänotyps.

Über die Fortpflanzungsverhältnisse von *Mysis* auf Spitzbergen geben diese Proben sehr wenig Auskunft. Im Reliktsee sind sowohl recht grosse Exemplare (wenigstens Nr. 1 dürfte ausgewachsen sein) als auch ziemlich kleine erbeutet worden; an den anderen Plätzen nur gleichgrosse Jugendformen.

### Amphipoda.

#### 2. *Gammaracanthus loricatus* (SABINE) var. *lacustris* G. O. SARS.

Auch betreffs dieser Form gehe ich von EKMAN's oben unter *Mysis* angeführter Abhandlung, die mir im Manuskript zugänglich gewesen, sowie von einer zuvor erschienenen Arbeit EKMAN's (1916) aus, in welcher die Unterschiede zwischen der Hauptart und var. *lacustris* sowohl im Text als auch in Figuren bereits angegeben werden.

Im Gegensatz zu SARS (1895) ist EKMAN, an den ich mich in dieser Beziehung anschliesse, der Ansicht, dass die relikte Form nur als Varietät zu betrachten ist, und konstatiert, dass die Unterschiede zwischen ihr und der Hauptart der Hauptsache nach Zuwachsunterschiede sind. Nur in zwei Merkmalen, nämlich der Beborstung der abdominalen Seitenplatten und der Beborstung der Pereiopodenspitze, geht die relikte Form "in ihren Abweichungen gegenüber den erwachsenen Individuen der marinen Stammform etwas weiter als die gleich grossen jungen Tiere der letztgenannten". EKMAN's (1916, Fig. 1 und 2) Figuren zeigen dies auch.

Auf Spitzbergen habe ich var. *lacustris* als relikte Form in dem Gebiet auf Credners Moräne unter Umständen gefunden, über die ich bei der Behandlung dieses Lokals (S. 370 ff.) näher berichtet habe. Nur 3 Exemplare, bzw. 22,5, 19,5 und 15 mm lang, sind erbeutet worden. Sie stimmen der Hauptsache nach mit den von EKMAN (1916, Fig. 1 und 2) mitgeteilten Figuren überein, obwohl die Borstenanzahl an der Pereiopodenspitze geringer und die Borsten kürzer sind (Fig. 17 a). In EKMAN's Fig. 1 fehlt die kleine, reich behaarte Tastborste an der Klaue bei der Hauptart, was jedoch auf einem Zufall (z. B. Abnutzung) beruhen und keinen konstanten Unterschied zwischen den Formen darstellen dürfte.

Wie meine Fig. (Fig. 17 b, c, d) zeigt, weisen einige der Borsten und Dorne des Pereiopoden ein sehr eigentümliches Aussehen auf. Es würde vielleicht von Interesse sein, unter Berücksichtigung auch solcher feineren Details die beiden Formen miteinander zu vergleichen, was zu tun ich jedoch nicht in der Lage bin.

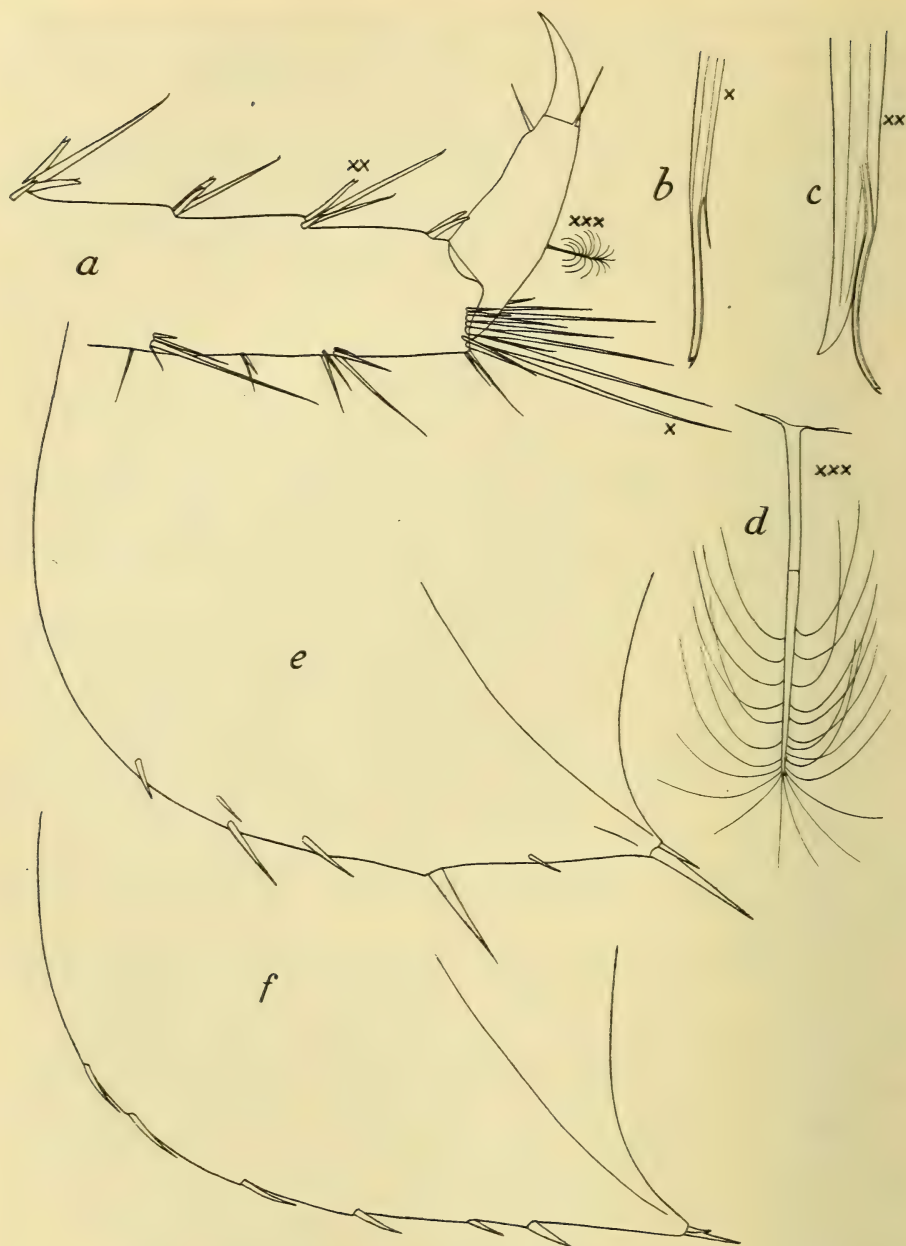


Fig. 17. *Gammaracanthus lorincatus* (SABINE) var. *lacustris* G. O. Sars.

Fig. 17 *e* zeigt den Unterteil der Seitenplatte des 2. Abdominal-segments und stimmt mit EKMAN's Fig. 2 von var. *lacustris* überein.

Auch im übrigen sind meine Exemplare typische *lacustris*-Exemplare.

Von demselben Gebiet wie diese habe ich später ein Exemplar dieser Art erhalten, das der Angabe nach an Land getrieben am Ufer eines recht grossen und tiefen, ca. 5 m ü. d. M. liegenden Süsswassersees auf Dames' Moränen (s. die Karte Fig. 15, S. 371, und Fig. 13, S. 350) gelegen haben soll. Es wurde d.  $\frac{9}{8}$  1911 erbeutet. Die Temperatur im See war + 5° C., in der Luft + 4° C.

Das Exemplar ist beschädigt und hat trocken gelegen, weshalb feinere Details nicht zu beobachten sind. Unter anderem sind alle Borsten an den Pereiopodenspitzen verloren gegangen. Bemerkenswert ist es durch seine Grösse, welche 46 mm beträgt. Die grössten zuvor bekannten Süsswasserexemplare sind 35 mm gross gewesen (SARS 1895).

Da ich den Fundort nicht näher kenne und nicht entscheiden kann, ob das Exemplar möglicherweise passiv nach der Fundstelle verbreitet (z. B. von Vögeln fallen gelassen) worden ist, wage ich keine bestimmten Schlüsse aus diesem Funde zu ziehen. Für eine passive Verbreitung spricht vielleicht das Aussehen des Unterteils der Seitenplatte der Abdominalsegmente, das sich durch die Bewaffnung der Hauptart nähert. Die Dorne sind jedoch etwas länger und der Ventralrand kürzer (siehe Fig. 17 f).

Im übrigen ist das Exemplar ausgezeichnet durch schwach gebogenes Rostrum, das ungefähr bis zum Ende des 1. Antennengliedes reicht, und einen sehr schwachen Kiel auf der Rückenkontur des 4. Segments, die hinten gar nicht in eine Spitze ausgezogen ist.

## Entomostraca.

### Phyllopoda.

#### 3. *Lepidurus arcticus* (PALLAS).

Aussehen, Zuwachs. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen und Lebensweise, Verbreitung.

#### Aussehen, Zuwachs.

*Lepidurus arcticus* ist ausführlich von SARS (1896) beschrieben und abgebildet worden, nachdem die Art zuvor Gegenstand kürzerer Beschreibungen und Erwähnungen seitens mehrerer Autoren, wie PALLAS (1793), KRÖYER (1847), BAIRD (1852), GRUBE (1853), LILLJEBORG (1877), PACKARD (1883) u. a., gewesen war.

Die Spitzbergener Form, die LILLJEBORG bereits 1877 kannte, scheint nicht wesentlich von einer der anderen arktischen Formen abzuweichen. Ein detaillierter Vergleich zwischen diesen ist jedoch nicht angestellt worden und würde möglicherweise ein positives Resultat ergeben. Selbst habe ich nicht Gelegenheit zu einem solchen Vergleiche gehabt, noch auch ihn für die Zwecke der vorliegenden Arbeit angezeigt gefunden. In Anbetracht dessen, dass weder SARS noch die übrigen Forscher die fei-



neren Details im Bau des Tieres berücksichtigt oder die Veränderungen während des Wachstums im Detail verfolgt haben, scheint mir ein solcher Vergleich jedoch erwünscht.

LILLJEBORG (1877) sagt von der Spitzbergener Form (S. 13): "Exempl. spetsbergensia cum junioribus groenlandicis congruunt" (et tantum ova singula in capsulis gerunt),<sup>1</sup> "eademque ab insula Beeren Island sunt forma mediae inter exempl. svecana et groenlandica".

Die frühesten von mir beobachteten Stadien haben eine Länge von 1,56—1,68 mm (ausschliesslich des Caudalfilaments) und sind mit 0,26—0,28 mm langen Caudalfilamenten versehen gewesen. Ebenso junge Stadien sind von BREHM (1911) auf Grönland beobachtet worden. BREHM sagt

von diesen (S. 306—307): "— — — die etwa dem Stadium entsprechen, das Sars im ersten Band seiner Fauna Norvegiæ 1896 p. 79 beschreibt und auf Pl. XI fig. 4 abbildet. Ich habe keine jüngeren Stadien entdecken können, und auch Sars sagt: The earliest stage observed is figured etc." Später hält BREHM es jedoch für möglich, dass sie sogar jünger sind als Sars' Exemplare, obwohl er diese Frage nicht entscheiden kann.

Diese Vermutung BREHM's ist richtig. Ich habe nämlich beobachten können, dass bei bevorstehender Häutung eine solche Larve unter der Schale eine neue Schale von ganz demselben Bau wie bei Sars' jüngsten Exemplaren zeigt.

Von ihnen unterscheidet sich dieses jüngere Stadium höchst beträchtlich bezüglich des Baues des Hinterkörpers und der Caudalfilamente, wie BREHM's Taf. XVIII,

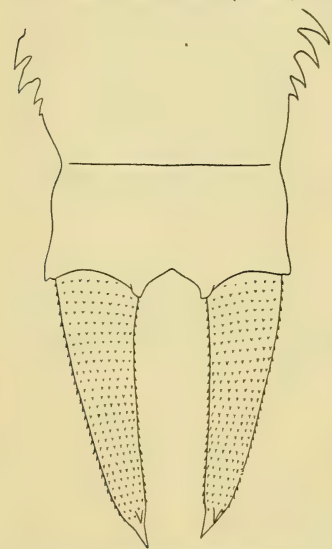


Fig. 18. *Lepidurus arcticus* (PALLAS). Caudalfilamente des jüngsten Stadiums.

Fig. 1 und 2 es zeigen. Die letzten Segmente sind nämlich ganz glatt, ohne Dorne und Borsten. Die Caudalfilamente sind mit äusserst kleinen, kurzen Dornen versehen, die in Reihen gruppiert zu sein scheinen. Die Spitze verschmälert sich zu einem kurzen, schwach einwärtsgebogenen Dorn, der dorsal an der Basis einen kleineren Dorn trägt (Fig. 18). Ich habe nicht, wie BREHM's Fig. 2 angibt, einen vom Caudalfilament abgesetzten, scharf einwärtsgerichteten Dorn und einen kleineren Dorn auf der Aussenseite dieses letzteren wahrnehmen können.

Im Verhältnis zu den folgenden Stadien sind die Caudalfilamente sehr kurz, nämlich ungefähr  $\frac{1}{6}$  der Körperlänge ohne Caudalfilament. Im übrigen weichen diese jungen Larven durch einige andere Merkmale,

<sup>1</sup> Von LILLJEBORG mit Bleistift am Rande hinzugefügt. Die Bemerkung gilt nicht für die grössten Exemplare (siehe unten S. 388).

wie kleine Augen, anderes Aussehen der hinteren Kontur des Rückenschildes usw.; von dem darauffolgenden Stadium ab.

Das folgende Stadium ist von Sars an der oben angeführten Stelle beschrieben worden. Die diesem Stadium angehörigen Exemplare, die ich beobachtet habe, haben eine Länge (ohne Caudalfilament) von 2,45–2,60 mm gehabt; Länge der Caudalfilamente 0,9–1,0 mm. Diese sind also verhältnismässig bedeutend mehr als der Körper im übrigen gewachsen und machen nun etwa  $\frac{2}{5}$  desselben aus.

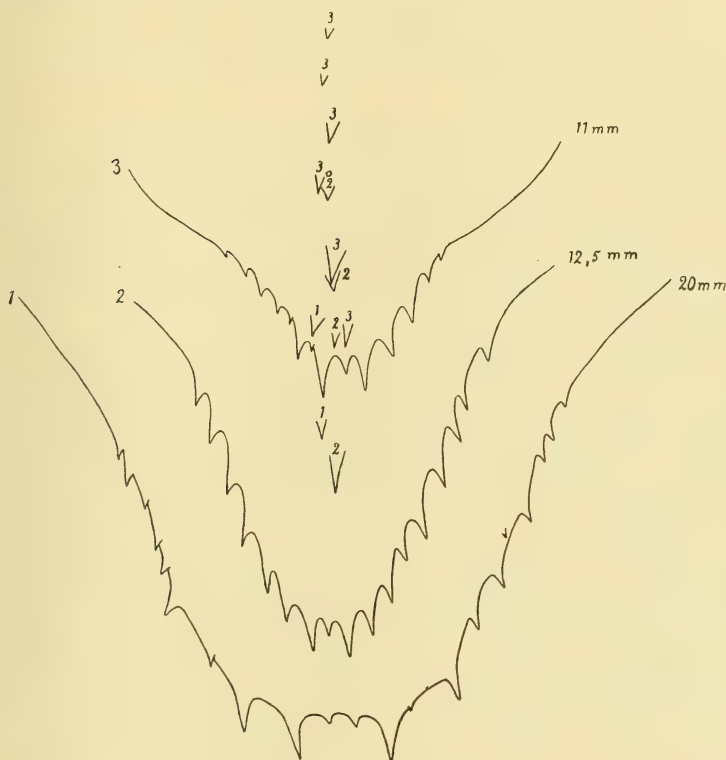


Fig. 19. *Lepidurus arcticus* (PALLAS). *Lamina caudalis* bei drei ungleich grossen, geschlechtsreifen Tieren. Länge der Tiere 20, 12,5 und 11 mm.

Diese zwei Stadien sind planktonisch und weichen von den späteren unter anderem durch sehr lange Antennen des zweiten Paares (Schwimmantennen) und mehr oder weniger hyaline, schwach rötliche Färbung aus.

Die folgenden Stadien, die als Bodenstadien betrachtet werden können, sind sämtlich durch dunklere, grün-bräunliche Farbe ausgezeichnet, sind undurchsichtig und haben sehr stark reduzierte Antennen des zweiten Paares. Bei den Übergangsstadien sind diese noch recht lang und die Farbe mehr hyalin.

Während des Wachstums nimmt zunächst die Länge der Caudalfilamente rascher zu als der Körper im übrigen, um dann ungefähr gleichen Schritt mit dem Körperwachstum zu halten. So machen, wie wir oben gefunden haben, bei einer Körperlänge von 1,56–1,68 mm die Caudalfilamente ca. 17 % der Körperlänge aus. Bei älteren Stadien sind die Ziffern für Körperlänge bezw. Länge der Caudalfilamente in mm und % der Körperlänge folgende: 2,45 und 0,9 (36 %), 2,6 und 1,0 (38 %), 5,8 und 3,1 (53 %), 6,5 und 4,2 (65 %). Bei grösseren Tieren variiert dieses Verhältnis ein wenig, hält sich aber ungefähr auf demselben Niveau wie bei dem grössten der vorhergehenden Tiere, z. B. 9,0 und 5,5 (61 %), 11,0 und 6,5 (59 %), 16,5 und 10,5 (64 %), 18,5 und 11,5 (62 %), 20 und 12 (60 %).

Eine andere, mehr augenfällige Veränderung erfährt die Schwanzplatte (*Lamina caudalis*) während des Wachstums, worüber SARS (1896) u. a. Autoren näher berichtet haben. Bei der Spitzbergener Form wird sie nie auch nur annähernd so lang wie bei SARS' norwegischen Exemplaren, was natürlich mit der kleineren Grösse in Zusammenhang steht. Ich bilde hier diese Platte bei einigen verschiedenen grossen, geschlechtsreifen Individuen ab (Fig. 19).

Die Spitzbergener Form von *L. arcticus* scheint niemals eine bedeutendere Grösse zu erreichen. Das grösste Exemplar, das ich beobachtet habe, war 20 mm lang, aber schon Tiere über 18 mm sind selten. Die kleinsten geschlechtsreifen Individuen, die ich gesehen habe, sind 10,5 mm lang gewesen, und zwar ist dies nur in späten Proben ( $1^{2/3}$ ) der Fall gewesen.

Ein Männchen habe ich nicht gesehen, was unzweifelhaft darauf beruht, dass ich kein grösseres Material sorgfältiger durchgesehen habe.

*L. arcticus* erreicht in anderen Gegenden eine bedeutendere Grösse. So gibt LILLJEBORG (1877) aus Grönland wahre Riesen von 36 mm Länge und WESENBERG-LUND (1894) gleichfalls aus Grönland eine Länge von 32 mm an. SARS' (1896) grösste norwegische Exemplare sind 24 mm lang gewesen, seine grössten sibirischen 21 mm (SARS 1897 a).

#### Fortpflanzungsverhältnisse.

Die untenstehende Tabelle führt die Stadien von *Lepidurus arcticus*, die bei verschiedenen Fanggelegenheiten erhalten worden sind, nach den Fangdaten geordnet auf. Tümpel V, d.  $1^{6/7}$ , ist jedoch nach Tümpel VI, d.  $2^{1/7}$ , gestellt worden, da diese Probe, wie ich mehrfach in anderem Zusammenhange betont habe, ein späteres Stadium darstellt. Teich XVI, d.  $2^{8/7}$ , ist für sich aufgeführt worden, da die Probe dem Entwicklungsstandpunkt nach nicht mit den anderen Proben vergleichbar ist.

Die verschiedenen Stadien sind nach der Länge in mm geordnet worden. × gibt Tiere ohne Eier, ○ solche mit Eiern in den Eitaschen an.



Gewässer	Datum	0—2	2—4	4—6	6—8	8—10	10—12	12—14	14—16	16—18	18—20 mm
II	10/7	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
IV	16/7	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—
VI	21/7	—	—	×	×	—	—	—	—	—	—
V	16/7	—	—	—	×	×	×	—	—	—	—
XVI	8/8 (1909)	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—
IV	8/8	—	—	×	×	×	×	×	—	—	—
XXI	22/8	—	—	—	—	×	○	○	○	○	—
XXI	12/9	—	—	—	—	—	○	×○	○	—	—
XVI	28/7	—	—	—	—	×	×	○	○	○	○

Dass die Angaben nicht mehr Lokalitäten umfassen, beruht darauf, dass *L. arcticus*, mit Ausnahme der ersten planktonischen Stadien (0—4 mm), recht selten in den auf gewöhnliche Weise genommenen Proben erhalten werden. Die Exemplare, die in der Tabelle aufgeführt werden, sind auch in der Regel mit der Hand direkt aus dem Gewässer entnommen worden, wobei ich soweit wie möglich versucht habe, sowohl grössere als kleinere Tiere zu fangen.

Die Tabelle zeigt, dass in den frühesten Proben sich nur sehr kleine und junge Tiere finden, und dass, je später die Proben genommen sind, um so grössere Tiere im grossen und ganzen auftreten. Nur in den letzten Proben finden sich Weibchen mit Eiern in den Eitaschen.

Der Entwicklungsverlauf ist offenbar folgender gewesen.

Den überwinternden Eiern entschlüpfen ungefähr Anfang Juli Junge, die dann an Grösse zunehmen und gegen Ende der Vegetationsperiode Eier erzeugen, worauf sie sterben. Nur die Eier überwintern. Die Eierzeugung dürfte der Regel nach nicht früher als in der zweiten Hälfte des August beginnen und um die Mitte des September zum Abschluss kommen.

Teich XVI, d. 28/7, zeigt jedoch, dass unter besonders günstigen Umständen das Eierlegen bedeutend früher, sogar schon Ende Juli, beginnen kann. Wahrscheinlich hat in diesem Falle die Entwicklung aus den Eiern schon im Juni begonnen.

Dass nur Eier und keine ausgewachsenen (oder jungen) Tiere überwintern, geht deutlich daraus hervor, dass solche in den frühesten Proben vollständig fehlen, und dass die Reihenfolge, in der die verschiedenen Altersstadien auftreten, völlig derjenigen entspricht, die durch das Wachstum bedingt wird.

Ein Vergleich zwischen Teich XVI, d. 28/7, und den Proben vom 22/8 und 12/9 zeigt ferner, dass die Grösse, bei welcher Geschlechtsreife (Eierzeugung) eintritt, mit der Jahreszeit abnimmt. Hierin stimmt *L.*

*arcticus* mit allen anderen Süsswassercrustaceen auf Spitzbergen überein; ich behandle diese Sache näher unter *Daphnia pulex*.

*L. arcticus* hat also auf Spitzbergen eine Generation, die Ende Juni und Anfang Juli aus überwinternden Eiern hervorkommt, zu Ende der Vegetationsperiode sich fortpflanzt und dann stirbt. Der Entwicklungsverlauf von Ei zu Ei nimmt ca.  $1\frac{1}{2}$ (?)— $2\frac{1}{2}$  Monate in Anspruch.

Von den gelbrot—rotbraunen Eiern findet sich im allgemeinen nicht mehr als eins in jeder der Eitaschen des 11. Beinpaares. Nur bei dem grössten von mir beobachteten Exemplar (20 mm) habe ich 2 Eier in jeder Tasche gesehen.

Über das Leben und die Fortpflanzung von *L. arcticus* auf Grönland hat T. JOHANSEN (1911) eine ausführlichere Mitteilung in seinem Aufsatz "Freshwater life in north-east Greenland" geliefert, welche Mitteilung, gleichwie der Aufsatz in seiner Gesamtheit, ausser einer grossen Anzahl sehr interessanter Beobachtungen auch eine Reihe unhaltbarer Behauptungen enthält.

So sagt JOHANSEN (S. 335) über das Auftreten von *L. arcticus* im Spätherbst:

"As the ice gradually becomes thicker and reaches the bottom, more and more *Apus* are frozen into this and perish, unless they have buried themselves down in the mud or migrated out in deeper water" — und fährt fort (S. 337): "The first, larger *Apus* met with by the banks, when the ice melts here in early summer, are young individuals (end of June); only later (middle of July) do we find the full-grown animals; in both cases, however, there are animals which have hibernated, instead of dying off like many of their fellows in the autumn, and their numbers on their reappearance in the spring contribute essentially to the occurrence of the species year by year. So far as I could see, the eggs and metanauplii are far too few in numbers (compare also the already mentioned delicateness and slight tenacity of life of the latter), to be able alone to account for the abundance of the species from year to year."

Nach JOHANSEN sollten also die "young individuals", die Ende Juni auftreten, und die "full-grown animals", die Mitte Juli aufzutreten beginnen, nicht verschiedene Stadien der Anfang Juni (S. 335) aus den überwinternden Eiern entschlüpfenden Tiere darstellen, sondern Tiere sein, die überwintert haben, und von denen die jüngeren, trotzdem die Entwicklung im übrigen schon lange vor sich gegangen ist, sich im Schlamm oder in tiefem Wasser bis Ende Juni, die ausgewachsenen sogar bis Mitte Juli, verborgen halten. Die Absurdität einer solchen Annahme liegt offen zutage, ganz abgesehen von der Tatsache, dass zu Ende der Vegetationsperiode nur ausgewachsene Individuen vorhanden sind, weshalb die "young individuals", die Ende Juni aufzutreten beginnen, nicht

aus der vorhergehenden Vegetationsperiode herrühren, d. h. überwintert haben können.

Wie JOHANSEN die Eierzeugung und die Anzahl Junge als unzureichend zur Erklärung der Häufigkeit der Art anzusehen und deshalb anzunehmen, dass die Art perennierend sei, ist nicht nötig. Selbst habe ich die Anzahl der planktonischen Jungen im Frühling durchaus so gross gefunden wie die Anzahl ausgewachsener Tiere später. Man weiss ferner nicht, ob mehr als ein Wurf im Laufe der Vegetationsperiode erzeugt wird. In Teich XVI, wo Eier in den Eitaschen schon am  $28/7$  vorhanden sind, dürfte dies jedoch wahrscheinlich sein.

Über die Fortpflanzungsverhältnisse in anderen Gegenden weiss man nur wenig. Auf Grönland dürften sie die gleichen wie auf Spitzbergen, JOHANSEN (1911) nach zu urteilen, sein. WESENBERG-LUND (1894), BREHM (1911) und HABERBOSCH (1916) liefern hierüber keine Auskünfte.

Auch enthält EKMAN's Arbeit (1904) keine Mitteilungen über die Fortpflanzungsverhältnisse in den schwedischen Hochgebirgen.

SARS (1896) gibt nur an, dass die Männchen wahrscheinlich während einer sehr kurzen Zeit zu Ende des Sommers auftreten.

### Vorkommen und Lebensweise, Verbreitung.

*L. arcticus* kommt auf Spitzbergen in den meisten Wasseransammlungen vor, ob diese nun gross und ziemlich tief oder klein, seicht und zeitweise ausgetrocknet sind. Doch fehlt die Art in den kältesten und vegetationsärmsten Gewässern, gleichgiltig ob diese klein (z. B. Tümpel XIII, XIV u. a.) oder gross (Reliktsee) sind. Man kann sich hierbei entweder denken, dass *L. arcticus* durch direkte Einwirkung der niedrigen Temperatur, der kurzen Vegetationsperiode oder des Mangels an Vegetation ausgeschlossen wird, oder dass diese Faktoren indirekt dadurch einwirken, dass sie ein an Seeboden und Vegetation gebundenes Tierleben unmöglich machen, womit die Existenzbedingungen für *L. arcticus* aufgehoben sind [vgl. JOHANSEN (1911, S. 334) über dessen Nahrung und Fressgier]. Wahrscheinlich ist ein sowohl direkter als indirekter Einfluss dieser Faktoren hierbei wirksam. Es zeigt sich, kurz gesagt, dass *L. arcticus* nicht auf Lokalen vorkommen kann, die extrem hocharktisch sind.

In tieferen Gewässern, z. B. See XXI, habe ich *L. arcticus* ausschliesslich in seichtem Wasser in der Nähe der Ufer beobachtet und hier in der Regel auf submersen Bodenmoos, das seinen Lieblingsaufenthalt zu bilden scheint. Dagegen dürfte er weiter in den See hinaus fehlen, was dadurch bewiesen wird, dass er nicht nur nicht direkt dort beobachtet worden ist, sondern auch in den Bodendretschungen, die ich ausgeführt, gefehlt hat.



In seichten Gewässern hält er sich gleichfalls in der Nähe des Ufers und vorzugsweise auf submersen Moos. Er kommt jedoch auch auf Schlammboden vor und war z. B. in dem ausgetrockneten Tümpel V d.  $16/7$ , wo das Wasser zu grossem Teil sich von den Moosufeln weggezogen hatte, mitten auf dem Schlammboden gewöhnlich.

In Brack- oder Salzwasser kommt er nicht vor.

Im Gegensatz zu den älteren Tieren sind die kleinen Jungen, in der Grösse unter 4 mm, planktonisch und schwimmen frei in offenem Wasser umher. Sie sind mit langen Schwimmantennen versehen, ihre Farbe ist schwach hellrot und mehr oder weniger hyalin. Erst mit dem Übergang zum Bodenleben beginnen sie ihre undurchsichtige, dunkelgrüne Färbung anzunehmen.

JOHANSEN (1911) gibt an, dass *L. arcticus* auf Grönland "is extremely common by the banks of all the lakes, mossy hollows etc.", und er sagt: "It is mostly seen moving over muddy bottom with herbage". Er verhält sich hier also wie auf Spitzbergen.

In den nordschwedischen Hochgebirgen scheint sein Auftreten nach EKMAN (1904) ein anderes zu sein. Er sagt hierüber (S. 119–120): "Keine andere Süsswasser-Entomostrake ist in ausgeprägterem Grade als diese ein echter Kaltwasserbewohner. Zwar kommt sie bis in die Birkenregion herunter vor, aber nur am Grunde der Seen; ihre eigentliche Heimat ist die Grauweiden- und Flechtenregion. Auch hier meidet sie die kleinen und wärmeren Gewässer, und die alten Tiere scheinen nur an den tieferen Stellen des Grundes zu leben."

Diese Schlüsse werden durch folgende Angabe auf S. 15 ergänzt: "Ich habe das Tier nur 5 mal gefunden, und zwar immer in Seen. Von diesen sind zwei in der Torne-Lappmark gelegen, nämlich der Abiskojaure in der Birkenregion und der unterste Kårsajauratj in der Grauweidenregion. Die übrigen drei liegen in den Sarekgebirgen: der Tjäujauratj in den Pärtegebirgen, der Suorkejaure nördlich vom See Laitaure, beide im untersten Teile der Flechtenregion, und ein sehr kalter See auf der Hochebene Luotto."

*L. arcticus* verhält sich also in den nordschwedischen Hochgebirgen ganz anders als auf Spitzbergen, wo er auch in den kleinsten und wärmsten (+ 16° C. in Tümpel V, d.  $16/7$ ) Gewässern gemein ist, an Lokalen mit extrem hocharktischen Verhältnissen dagegen fehlt.

EKMAN's Schlussfolgerung: "Keine andere Süsswasserentomostrake ist in ausgeprägterem Grade als diese ein echter Kaltwasserbewohner" gilt demnach nur für die nordschwedische und nicht für die Spitzberger Form.

Auch SARS (1896) hat in Norwegen die Art ausschliesslich in Seen und nur in ziemlich tiefem Wasser gefunden. In seichtem Wasser am Ufer war sie nicht vorhanden. Diese Angaben SARS' und EKMAN's sind von grossem Interesse, wenn es gilt, die Ursachen für die gegenwärtige

Verbreitung von *L. arcticus* und seine Milieuforderungen überhaupt kennen zu lernen.

Ausser von Spitzbergen ist *L. arcticus* von Grönland, dem arktischen Amerika, Island, Bären-Insel, Novaja-Semlja, Sibirien und den skandinavischen Hochgebirgen bekannt. Er wird auch von Sars (1896) als eine echt arktische Form mit zirkumpolarer Ausbreitung bezeichnet.

Die Ausbreitung von *Lepidurus arcticus* bietet ein recht grosses theoretisches Interesse dar. Seiner gegenwärtigen Ausbreitung nach zu urteilen, ist er eine rein arktisch-zirkumpolare Art, die nie in Mitteleuropa während der Eiszeit vorhanden gewesen ist. Sie ist indessen fossil in Dänemark angetroffen worden und ist demnach mit Sicherheit in der Nähe der ehemaligen Südgrenze des nördlichen Eises vorhanden gewesen. Da sie nun in den Alpen fehlt, würde dies indessen beweisen, dass sie nicht während der Eiszeit der eigentlichen mitteleuropäischen Mischfauna angehört hat und jedenfalls nicht nach den Alpen während dieser Zeit verbreitet worden ist (vgl. Ekman 1904, S. 77).

Dieser Gedankengang steht indessen in grundsätzlichem Widerspruch zu dem anderen, den Ekman später (1915) vertritt. Ekman ist hier (S. 28) mit Recht der Ansicht, dass das Vorkommen einer Art auf Spitzbergen beweist, dass die Art eine grosse Verbreitungsfähigkeit besitzt. Hat die Art also in postglazialer Zeit sich nach Spitzbergen verbreiten können, so muss es sehr eigentümlich erscheinen, wenn eine Verbreitung von dem Südrande des nördlichen Eises nach dem Nordrande des südlichen Eises während der Eiszeit nicht sollte haben stattfinden können. Man muss, scheint es mir, im Gegenteil annehmen, dass eine solche Verbreitung wirklich geschehen ist.

Es hat, kurz gesagt, den Anschein, als wenn die gegenwärtige Verbreitung von *Lepidurus arcticus* in weit höherem Grade auf anderen Umständen beruhte als auf seiner Ausbreitungsfähigkeit. Hierfür spricht u. a., dass die Art innerhalb des arktischen Gebietes an der Eismeerküste Skandinaviens zu fehlen scheint, und ferner ihr verschiedenes Vorkommen in den skandinavischen Hochgebirgen und auf Spitzbergen. Wie oben erwähnt, kommt sie nämlich in den skandinavischen Hochgebirgen nur in ziemlich tiefem Wasser in grösseren (und daher) kalten Gewässern vor, auf Spitzbergen dagegen auch in den kleinsten und wärmsten und nie in tiefem Wasser. Die Ursache hiervon scheint mir die zu sein, dass auf Spitzbergen auch in den kleinen Gewässern die tägliche Variation der Temperatur und möglicherweise auch anderer äusserer Verhältnisse sehr unbedeutend ist (vgl. S. 191), während dieselbe nach und nach wächst, wenn die Variation der Sonnenhöhe im Laufe des Tages zunimmt, d. h. wenn die geographische Breite abnimmt. Daher fehlt *L. arcticus* in allen Kleingewässern der skandinavischen Hochgebirge und tritt hier nur in solchen Tiefen und in solchen Gewässern auf, wo die Temperaturamplitude klein ist. In den Alpen, wo die Temperatur-

amplitude noch viel grösser ist, fehlt die Art gänzlich, da die Verhältnisse im übrigen in den Tiefen, welche sie aufsuchen muss, um den schädlichen Temperaturschwankungen zu entgehen, nicht geeignet sind.

Dass *L. arcticus* nicht von der skandinavischen Eismeerküste her bekannt ist, würde dagegen darauf beruhen, dass grössere und tiefere Gewässer hier nicht untersucht worden sind.

Abgesehen davon, ob dieser Erklärungsversuch richtig ist oder nicht, so erhellt doch aus diesem Beispiel die Unsicherheit tiergeographischer Erwägungen, wenn man nicht sämtliche bekannten Tatsachen berücksichtigt, oder wenn wichtige Tatsachen unbekannt sind. Insbesondere sind diese Erwägungen zu bedauern, wenn sie mit unvollständigen Prämissen auf die Verhältnisse der Eiszeit und die Beziehung zu diesen eingehen.

### Cladocera.

#### 4. *Daphnia pulex* (DE GEER).

Zuwachsverhältnisse. — Lokalvariation. — Temporalvariation. — Bedeutung der Variation der Spinallänge. — Fortpflanzungsverhältnisse, Zyklomorphose. — Welche Ursachen entscheiden darüber, ob Subitan- oder Dauereier gebildet werden? — Häutungen, Ehippienbildung. — Anzahl der Eier.

#### Zuwachsverhältnisse.

Bei der folgenden Darstellung berücksichtige ich nur die Gesamtgrösse ohne Schalenstachel, d. h. was ich oben als T bezeichnet habe, sowie die Grösse der Teile, Kopf (A + B) und Valveln (V), aus denen T besteht ( $A + B + V = T$ ). In enger Korrelation mit T variiert auch H (grösste Höhe; siehe die Erklärung S. 211).

#### Die I. Generation.

Die Daphnien, die aus den überwinternden Dauereiern hervorkommen, sind im Jugendstadium durch im Verhältnis zur Länge der Valveln (V) ungewöhnlich grossen Kopf (A + B) ausgezeichnet. Das Verhältnis  $\frac{A+B}{V}$  ist stets sehr gross. In See I, Tabelle, Proben 11, 16, 21, ist  $\frac{A+B}{V} = \frac{1}{3}$  oder noch etwas grösser. Dies muss für so junge Individuen als Regel angesehen werden. Mit zunehmendem Alter und zunehmender Gesamtgrösse verringert sich dieses Verhältnis kontinuierlich



und hält sich bei ausgewachsenen Exemplaren um  $1\frac{1}{5} \left( \frac{A+B}{V} = 1\frac{1}{5} \right)$  herum.

Im allgemeinen geht es, wie die Tabellen zeigen, nicht völlig zu diesem Wert hinab. In vereinzeltten Fällen ist es jedoch bedeutend kleiner (1:5,36; siehe Tab. Probe 170, S. 230).

Ausserdem sind die jungen Daphnien durch eine fast gerade untere Kopfkontur, die bei den älteren mehr oder weniger stark konkav wird, sowie durch klar hyaline Schalen ausgezeichnet. Hierzu kommt, dass die Anzahl der Abdominaldorne geringer ist als bei den ausgewachsenen Tieren.

Diese Merkmale machen es ihrerseits möglich, unter einer Sammlung ungefähr gleich grosser Individuen zu entscheiden, welche die jüngsten sind. Vorausgesetzt natürlich, dass sie nicht alle ausgewachsen oder sonst ungefähr gleich alt sind.

Bedient man sich dieses innerhalb gewisser Grenzen völlig sicheren Verfahrens, das Alter der Daphnien zu bestimmen, so findet man, dass von den 3 als Beispiele angeführten Individuen in Tab. Probe 30 (Teich III, d.  $15/7$ , S. 230) das grösste am jüngsten ist. Sämtliche oben aufgezählten Merkmale zeigen dies mit Sicherheit. Vgl. S. 253.

Bei dem übrigen, spärlichen Daphnienbestande in Teich III erweist sich dieselbe Regel als gültig, und Beobachtungen in anderen Gewässern (See I z. B.) haben mich davon überzeugt, dass dieses Verhältnis in normalen Fällen stets innerhalb der 1. Generation der Spitzbergener Daphnien statthat.

Man kann es m. a. W. als sicher betrachten, dass innerhalb der 1. Generation das Alter des Individuums in gegensätzlichem Verhältnis zu seiner Grösse steht, so dass die kleinsten Individuen am ältesten, die grössten am jüngsten sind. Dies gilt jedoch nur für ausgewachsene Individuen unter normalen Verhältnissen. Es ist ja klar, dass während des Wachstums die jüngeren Individuen bedeutend kleiner als die älteren sind. Sie holen dann allmählich diese im Wachstum ein, so dass zu einem gewissen Zeitpunkt jüngere und ältere ungefähr gleichgross sind. Ein sehr deutliches Beispiel hierfür sehen wir in Tab. Teich IV, d.  $16/7$  (S. 246), wo das Individuum Nr. 6 von oben  $T = 153$ , das Individuum Nr. 7  $T = 144$  hat. Nr. 6 ist hier ein altes Exemplar von definitiver Form, während Nr. 7 als juvenil bezeichnet werden muss. Es herrscht kein Zweifel darüber, dass Nr. 7 hier grösser als Nr. 6 werden wird, wenn die Entwicklung normal fortgehen darf.

Untersucht man ferner mit Hilfe der Tabellen, wie gross die Daphnien der 1. Generation in verschiedenen Gewässern werden, so lässt sich das Resultat durch folgende Tabelle veranschaulichen. Die Zahlen stellen die Höchst-, Mindest- und Mittelwerte für die in den Tabellen enthaltenen ausgewachsenen Individuen der 1. Generation dar (in  $1/100$  mm).

Gewässer	Datum	Max.	Min.	Med.
I	9-10/7	309	248	272
III	15/7	—	—	—
III	8/8	279	238	265
IV	16/7	—	—	—
IV	8/8	245	230	236
V	16/7	257	167	213
VIII	22/7	207	197	202
VIII	5/8	224	207	218
IX	22/7	219	187	202
IX	5/8	235	218	225
X	5/8	224	204	214
XVI	28/7	323	284	303
XVII	31/7	297	267	283
XVIII	3/8	325	263	296
XVIII	21/8	318	294	306
XIX	3/8	235	180	201
XX	3/8	258	219	240
XX	21/8	262	228	245
XXI	3/8	255	214	231
XXI	22/8	262	218	242
XXV	13/8	260	223	240
XXVI	16/8	286	275	282

Aus dieser Tabelle geht folgendes hervor:

1) Die Daphnien erreichen in verschiedenen Gewässern beträchtlich verschiedene Grösse.

2) Die Grössenvariation innerhalb eines und desselben Gewässers ist recht bedeutend (schon die vorhergehende Spezialbehandlung hat dies gezeigt).

3) Die Grösse nimmt in einem und demselben Gewässer nach dem Ende der Vegetationsperiode hin zu. So ist z. B. die Mittelgrösse in Tümpel IX d. 22/7 202, d. 5/8 225, in Teich XVIII d. 3/8 296, d. 22/8 306 usw. Dieses Verhalten ist bereits oben betont worden (Tümpel VIII, S. 272, Tümpel IX, S. 280 usw.).

Dieser Grössenzuwachs dauert also nicht nur so lange an, bis das Individuum geschlechtsreif ist, sondern fährt auch bei den späteren Häutungen, die der Bildung sowohl des ersten als des zweiten Ephippiums (bezw. dem ersten und zweiten Wurf Dauereier) vorhergehen, fort. In Tümpel VIII, IX und Teich XVIII u. a. sehen wir nämlich, dass, obwohl bereits zur Zeit der Entnahme der ersten Proben die Daphnien sich in Ephippienbildung befanden, ein beträcht-

licher Zuwachs derselben ersten Generation nach dieser Zeit stattgefunden hat.

Was die absolute Grösse der Daphnien der 1. Generation betrifft, so erreicht das grösste Exemplar, das ich beobachtet habe, eine solche von 3,29 mm ohne Schalenstachel (3,95 mit diesem). So grosse Exemplare finden sich jedoch nur in ein paar Gewässern (Teich XVI und XVIII), die auch im übrigen (Anzahl der Generationen usw.) sich als besonders günstig für die Daphnien erweisen. In der Regel sind sie bedeutend kleiner und erreichen in einigen Gewässern keine grössere Länge als 2,3–2,4 mm. Sie sind also recht beträchtlich kleiner, als LILLJEBORG (1900) es für seine Frühlingsform angibt (3,6–4,4 mm ohne Schalenstachel). BREHM (1911) gibt an, dass *Daphnia pulex* auf Grönland eine Grösse von 5 mm erreicht!

Sucht man nach der Ursache dieser Grössenvariation, so gibt eine Prüfung der in obiger Tabelle kursivierten niedrigsten Mittelwerte (Mittelwerte niedriger als 210) einen guten Anhalt hierbei. Sehen wir nämlich zu, für welche Gewässer diese gelten, so finden wir, dass 2 von ihnen, Tümpel VIII und IX, sich in einem weit vorgeschrittenen Stadium der Austrocknung früh im Sommer (am  $^{22}/_7$ ) befinden. Dies gilt in ungefähr gleich hohem Grade für Tümpel V d.  $^{16}/_7$ , und auch hier sehen wir, dass die Daphnien ungewöhnlich klein sind, obwohl eine hohe Einzelziffer den Mittelwert nach oben verschoben hat (siehe Tabelle Probe 45, S. 252).

Was Teich XIX, der gleichfalls ungewöhnlich kleine Daphnien beherbergt, angeht, so dürfte die Ursache eine andere sein. Wir haben es hier wahrscheinlich mit einer ungewöhnlich kleinwüchsigen Rasse zu tun, die ausser durch ihre geringe Grösse auch durch einige andere spezielle Rassencharaktere ausgezeichnet ist (siehe S. 334).

Die Austrocknung hat nun auf wenigstens zwei Weisen auf die Grösse der Daphnien eingewirkt. Sie hat erstens dadurch, dass sie eine grosse Anzahl Daphnien auf einem kleinen Gebiet sammendrängt, sie einem Nahrungsmangel ausgesetzt, der seinerseits direkt das Wachstum gehindert hat. Sie hat ferner auf die eine oder andere Weise (siehe unten über die Fortpflanzungsverhältnisse) sie zu einer Fortpflanzung in einem früheren Stadium gezwungen als dem, in welchem sie unter günstigen Verhältnissen eingetreten wäre, und auf diese Weise dem Wachstum nach einer verhältnismässig geringen Anzahl Häutungen ein Ende gesetzt.

Kurz gesagt: die Austrocknung hat durch Nahrungsmangel und vorzeitige Fortpflanzung das Wachstum gehemmt.

In einem Gewässer wie z. B. Teich XVI, wo kein Nahrungsmangel vorhanden ist und keine äusseren Ursachen den Eintritt der Fortpflanzung beschleunigen, erreichen die Daphnien dagegen eine recht bedeutende, man könnte sagen optimale, Grösse.



## Die II. Generation.

Junge Exemplare der zweiten Generation sind durch dieselben Merkmale wie Individuen der 1. Generation ausgezeichnet. Sie stimmen mit der 1. Generation auch darin überein, dass sie das Wachstum fortsetzen, auch nachdem sie ihre Fortpflanzung begonnen haben. Wie bei der 1. Generation sind sowohl die Höchst- wie die Mittelwerte höher bei einem späteren Fang als bei einem früheren. So z. B. sind die grössten Individuen der 2. Generation d.  $\frac{3}{8}$  in Teich XVIII 226, d.  $\frac{22}{8}$  245 (in der Regel über 238) gross, und zwar obwohl sie bereits d.  $\frac{3}{8}$  ehippien-tragend waren (siehe Tabelle Proben 133 und 216, S. 321 und 322).

Die folgende Tabelle zeigt die Höchst-, Mindest- und Mittelwerte für den ersten Wurf der 2. Generation in einigen Gewässern (in  $\frac{1}{100}$  mm).

Gewässer	Datum	Max.	Min.	Med.
XVI	$\frac{28}{7}$	248	—	—
XVII	$\frac{31}{7}$	214	—	—
XVIII	$\frac{3}{8}$	226	211	220
XVIII	$\frac{21}{8}$	245	224	237
XX	$\frac{21}{8}$	175	150	166
XXI	$\frac{3}{8}$	167	—	—
XXI	$\frac{22}{8}$	187	—	—
XXV	$\frac{18}{8}$	204	—	—

Wir sehen, dass die 2. Generation nie dieselbe Grösse wie die 1. erreicht. Kein Individuum über 2,5 mm (ohne Schalenstachel) ist beobachtet worden. Nur selten erreichen sie eine grössere Länge als 2 mm.

Diese geringe Grösse beruht sicherlich vor allem darauf, dass die 2. Generation der Regel nach so spät geboren wird, dass sie gezwungen ist, in einem frühen Stadium ihre Fortpflanzung zu beginnen. Eine fast ebenso wichtige Ursache dürfte ferner die sein, dass mit dem Hinzutreten der 2. Generation der Daphnienbestand so gross wird, dass der Nahrungsvorrat, der für die 1. Generation mit ihrer geringen Individuenzahl völlig genügend war, zu knapp wird. Hierzu kommt als ein dritter wichtiger Faktor, dass zu der Zeit, wo die 2. Generation geschlechtsreif zu werden beginnt (bisweilen früher), die Temperatur des Wassers zu sinken beginnt. Diese beiden letzteren Umstände dürften ausserdem (direkt oder indirekt) auf den Eintritt der Fortpflanzung und damit auf den Abschluss des Wachstums einwirken (siehe unten über die Fortpflanzung).

In Übereinstimmung mit der geringeren Grösse (dem früher abgebrochenen Wachstum) sehen wir auch bei der 2. Generation einige jugendliche Merkmale, u. a. eine geringere Anzahl Dorne am Abdomen (siehe Tabelle Probe 133, S. 321).

### Die III. Generation.

Von der dritten Generation, die nur sehr selten auftreten dürfte, habe ich in keinem Falle ausgewachsene Individuen beobachtet.

### Lokalvariation.

Lokalvariation soll der gewöhnlichen Ansicht nach in arktischen Gegenden wenig hervortreten dank der Möglichkeit zu Amphimixis, die die hier herrschende geschlechtliche Fortpflanzung gewährt (EKMAN 1904, WESENBERG-LUND 1908 u. a.). Da nun Amphimixis bei den Spitzbergener Daphnien dank ihrer ständigen Parthenogenese (siehe S. 422) ausgeschlossen ist, so muss man erwarten, bei ihnen eine weit grössere Lokalvariation als bei anderen arktischen Formen zu finden. Eine solche Lokalvariation kommt auch vor, wenngleich sie nicht so augenfällig ist, wie man es erwarten könnte.

Die Variationen sind in der Regel gering und betreffen solche Merkmale wie die Länge des Rostrums, die Längsrichtung des Auges und die Häufigkeit lichtbrechender Partien in diesem, die Grösse des Nebenauges, die Form und Grösse des Kopfes, die Retikulierung der Schale, die Bewaffnung des Abdomens, die Länge und Bewaffnung der Abdominalklaue, die Stärke und Ausdehnung der Stachel- oder Zähnchenreihen des Dorsal- und Hinterendes sowie das Verhältnis zwischen der Länge von Borsten und Gliedern in A. 2. Die Variationen dürften teilweise auf dem Altersstadium beruhen, in welchem die Daphnien der verschiedenen Lokale sich befinden — wie ich oben erwähnt habe, kann die Geschlechtsreife bei verschiedenem Alter in verschiedenen Gewässern und bei verschiedenen Generationen eintreten — und im allgemeinen nicht zur Aufstellung besonderer Lokalrassen Anlass geben. Die Figuren 21 und 22 zeigen einige Exemplare aus einigen verschiedenen Gewässern.

Betreffs dieser Variationen und der Anomalien in der Bewaffnung des Abdomens, die bisweilen auftreten (siehe z. B. S. 247), verweise ich auf die spezielle Behandlung der verschiedenen Lokale und Fig. 20.

Man kann jedoch möglicherweise *D. pulex* von Teich XIX und XX als eine von den übrigen verschiedene Rasse aufstellen. Auf S. 334—335 habe ich diese Frage näher behandelt und gefunden, dass die Spina (auch unter Berücksichtigung der grossen Variabilität dieses Merkmals) ungewöhnlich kurz und die Kopfform abweichend ist, sowie dass die Länge von Borsten und Gliedern an A. 2, die Länge der Ab-



Fig. 20. *Daphnia pulex* (DE GEER). Normale (a, b) und abnorme (c—g) Abdominalbewaffnung. a, b aus Teich XX, c, d aus Teich IV, e, f, g aus Tümpel IX.

dominalklaue u. a. m. sich auf andere Weise als bei den Daphnien der übrigen Lokale verhalten. Fig. 22 b, c zeigen eine solche Form verglichen mit einigen typischen Spitzbergener Daphnien.



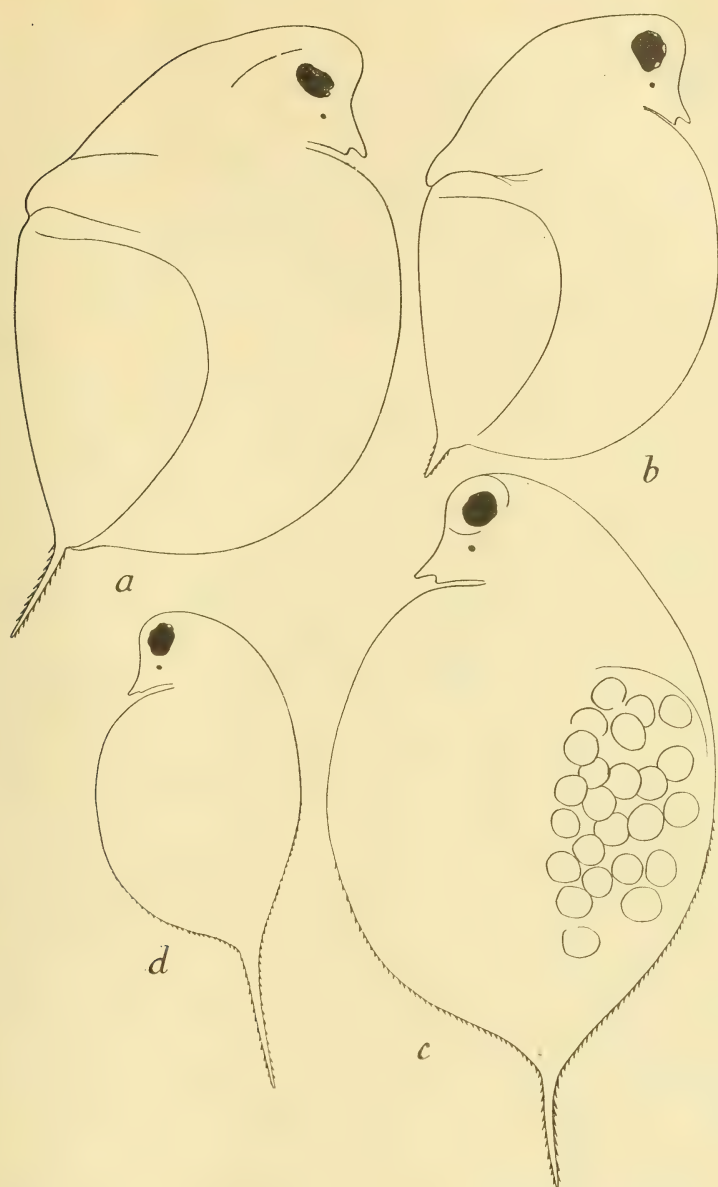


Fig. 21. *Daphnia pulex* (DE GEER). *a* aus Teich III (Pr. 170), *b* aus Tümpel IX (Pr. 68), *c* aus Teich XVI (Pr. 103, I. Gen.), *d* aus Teich XVI (Pr. 103, II. Gen.).

### Temporalvariation.

Unter Temporalvariation verstehe ich hier die Variation der Länge der Spina, über die ich oben bei der Behandlung der verschiedenen Lokale in jedem einzelnen Falle näher berichtet habe.

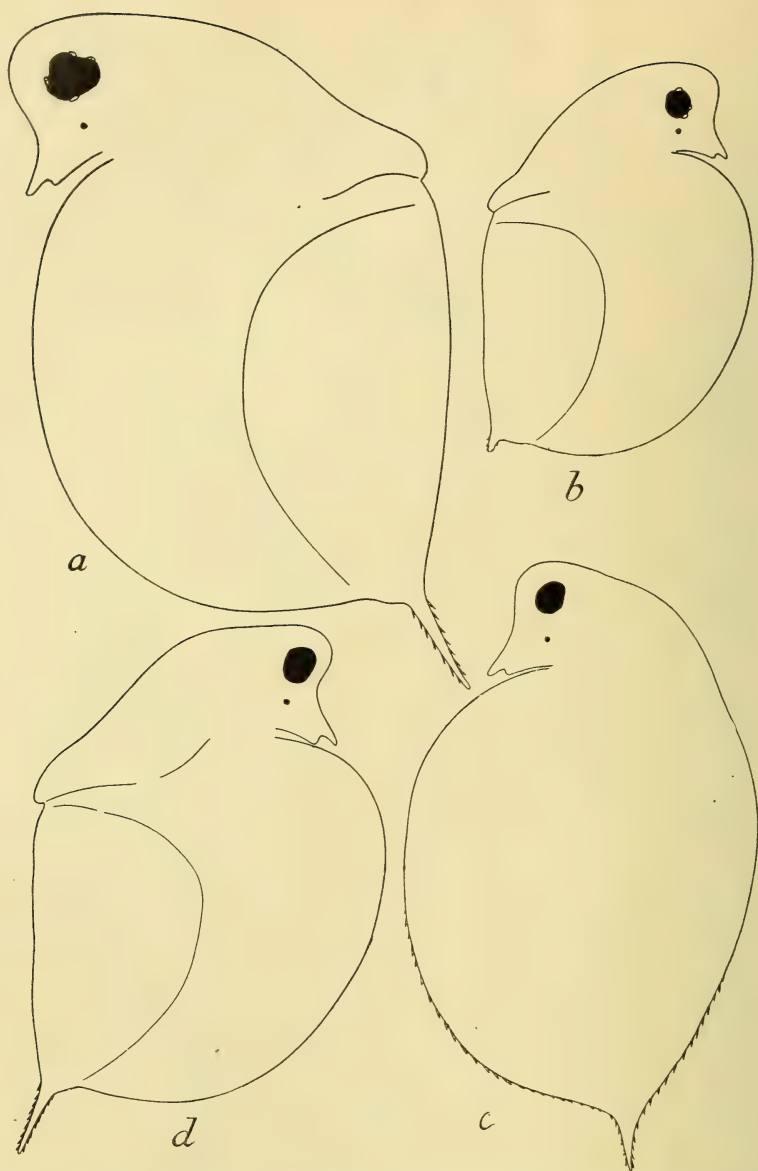


Fig. 22. *Daphnia pulex* (DE GEER). *a* aus Teich XVIII (Pr. 212), *b* aus Teich XIX (Pr. 138), *c* aus Teich XX (Pr. 144), *d* aus Tümpel XXV (Pr. 205).

Bei diesen Spezialberichten habe ich der Auffassung Ausdruck gegeben, dass die Länge der Spina von den Temperaturverhältnissen im Wasser abhängt. Für jedes besondere Lokal habe ich auch zu zeigen versucht, dass dies wirklich der Fall ist, und zwar so, dass bei Individuen, die ihre Embryonalentwicklung durchgemacht haben, als die Tem-

peratur niedrig war, die Spina kurz ist, und dass bei Individuen (von derselben Population), die ihre Embryonalentwicklung bei höherer Temperatur durchgemacht haben, die Spina auch länger ist. Hierbei habe ich in jedem Einzelfalle ausser den Temperaturverhältnissen auch die übrigen Faktoren berücksichtigt, die meiner Ansicht nach dabei eine Einwirkung ausüben konnten. Diese Faktoren sind vor allem gewesen die Nahrung und ein eventuelles gesetzmässiges Verhältnis zwischen einerseits der Länge der Spina, andererseits der Grösse und dem Alter der Tiere sowie der Anzahl der fraglichen Generationen oder Würfe und ihrer Stellung in der Generationsreihe.<sup>1</sup>

Betrachten wir zunächst die 1. Generation, so finden wir, dass die Länge der Spina höchst beträchtlich innerhalb derselben variiert. Wir finden ferner, dass die Spinalänge in keinem Zusammenhang mit der Körpergrösse (T) steht, d. h. dass die Spina nicht in demselben Verhältnis wie T zunimmt. Wäre dies nämlich der Fall, so müssten die kleinen jungen Individuen eine kurze Spina haben und die Spina müsste um so länger sein, je grösser und älter die Individuen sind. Tab. See I <sup>9-10</sup>/<sub>7</sub> (S. 212) und Tab. Teich IV <sup>16</sup>/<sub>7</sub> (S. 246) zeigen im Gegenteil, dass die Spina am längsten bei sehr jungen, vor kurzem ausgeschlüpften Exemplaren, dagegen bedeutend kleiner bei den grösseren, fast (oder ganz) ausgewachsenen ist. Auch bei den sehr jungen Individuen variiert ferner die Spina beträchtlich an Länge (33—48 in See I).

Man ersieht hieraus, dass die Spina, schon wenn die Daphnien aus den Dauereiern entschlüpfen, von sehr verschiedener Länge bei verschiedenen Individuen ist. Um diese Tatsache zu erklären, muss man offenbar nach einem Faktor suchen, der auf die Daphnien schon vor dem Austritt aus den Dauereiern einwirken kann. Dieser Faktor muss ausserdem an Stärke variieren und überdies auf eine ganz bestimmte Weise variieren. Wir sahen nämlich oben, dass die Spinalänge am grössten bei den jüngsten Individuen war -- ein Umstand, auf den ich noch später näher zurückkommen werde. Der Faktor, den wir suchen, muss daher seine Wirkung von der Zeit an, wo er auf die ältesten Daphnien einwirkte, bis zu der Zeit seiner Einwirkung auf die jüngsten Individuen gesteigert haben.

Da wir soeben gefunden haben, dass der Faktor, den wir suchen,

<sup>1</sup> Hierbei habe ich es nicht für nötig erachtet, auf andere Faktoren, wie z. B. die Beleuchtung, Rücksicht zu nehmen, teils weil ein Zusammenhang zwischen Temporalvariation und Beleuchtung in keinem Falle zu entdecken gewesen ist, teils weil die Beleuchtung in diesem Falle ein Faktor ist, der während der hier in Frage kommenden Zeit gar nicht variiert. Eine etwaige Einwirkung der chemischen Beschaffenheit des Wassers habe ich auch nicht diskutieren können, da ich nicht Gelegenheit gehabt habe, diesen Faktor näher zu untersuchen. Was die Viskosität, das spez. Gewicht usw. des Wassers betrifft, so werden diese Momente im Zusammenhang mit der Temperatur behandelt.



auf die Daphnien schon vor ihrem Austritt aus den Dauereiern einwirken muss, so ist es klar, dass die Nahrungsverhältnisse im Wasser ohne weiteres unberücksichtigt gelassen werden können, soweit es sich um diese Vegetationsperiode handelt.

Dagegen wäre es ja denkbar, dass die Ernährungsverhältnisse im Jahre vorher in der Weise eingewirkt hätten, dass die Dauereier von einem schlecht ernährten vorjährigen Individuum her kurzstachelige, von einem wohlernährten Individuum her langstachelige Exemplare hervorbrächten. Dies setzt jedoch einen beträchtlich verschiedenen Ernährungszustand während der Dauereibildung voraus, was auch im Anfange des Jahres möglich ist. Gegen das Ende der Dauereierzeugung sind die Verhältnisse jedoch vollkommen gleichartig mit in der Regel schlechter Ernährung. Ein solcher verschiedener Ernährungszustand während der Dauereierzeugung erklärt ferner nicht die Steigerung der Spinallänge, die vom Ausschlüpfen der ersten Dauereier an nach und nach bei Beginn der folgenden Vegetationsperiode stattfindet. Wollte man annehmen, dass die früher gebildeten Dauereier im nächsten Frühling früher zur Entwicklung kämen als diejenigen, die ein paar Wochen später gebildet worden, so müssten die früher geborenen Individuen längere Spinen haben, da sie solchenfalls aus Dauereiern herrührten, die unter besseren Ernährungsverhältnissen erzeugt worden sind. Das Entgegengesetzte ist nun, wie wir gesehen haben, der Fall. Im übrigen ist es unmöglich anzunehmen, dass der Zeitpunkt der Erzeugung der Dauereier irgendwelchen Einfluss auf die Ausbrütungszeit der Dauereier ausüben kann, da ein Zeitraum von mindestens 10 Monaten diese Daten von einander trennt. Die Ausbrütung im Frühling hängt ausschliesslich von rein zufälligen und lokalen Verhältnissen ab. Ein Dauerei wird früher ausgebrütet, wo das Wasser früher eisfrei bleibt, und umgekehrt. Ein während einer vorhergehenden Vegetationsperiode wirksamer Faktor würde daher, wenn er bei der Ausbrütung im Jahre darauf sich kundgäbe, willkürlich variierende Spinalängen zuwegebringen, nicht wie jetzt eine Serie mit völlig regelmässiger Steigerung der Spinallänge.

Wir haben also gefunden, dass die Ernährungsverhältnisse im Wasser nicht den Faktor darstellen können, der die Spinallänge bestimmt.

Um mit einem weiteren Falle dies zu beleuchten, verweise ich auf Tümpel V d.  $16/7$  (Tab. Probe 45, S. 252). Wir finden dort sowohl eine 1. als eine 2. Generation. Die Individuen der 2. Generation, die alle soeben die Bruträume verlassen haben, haben eine längere Spina als die der 1. Generation. Die Nahrungszufuhr ist jedoch sehr schlecht, was durch den dunklen Darminhalt bei den Daphnien sowohl der 1. als der 2. Generation bewiesen wird. Die Verschlechterung des Ernährungszustandes hat sich zweifellos in demselben Masse gesteigert, wie die Austrocknung und die Zusammendrängung der Daphnien innerhalb eines

kleinen Gebiets fortgeschritten sind. Hätte diese Verschlechterung des Ernährungszustandes auf die Spinalänge eingewirkt, so müssten die jüngsten Individuen im Gegensatz zu dem, was nun der Fall ist, die kürzesten Spinen haben.

Die obige Erörterung zeigt auch, dass die Spinalänge in keinerlei Zusammenhang mit der Grösse überhaupt (T) steht, d. h. proportional dieser zunimmt. Ein einziger Blick auf die verschiedenen Spezialtabellen und die nachstehende Übersichtstabelle lässt dies übrigens erkennen.

Da die Spinalänge innerhalb einer und derselben Generation höchst beträchtlich variieren und zwar auf eine regelmässige Weise variieren kann, so ist es ferner klar, dass ein Zusammenhang zwischen der Anzahl Generationen und Würfe nicht Variationen der Spinalänge erklären kann. Dass die zweite Generation in der Regel eine längere Spina hat als die erste, beruht, wie ich später zeigen werde, nicht auf der Reihenfolge der Generationen und erklärt jedenfalls nicht die Variation innerhalb einer und derselben Generation. Es würde ausserdem ungereimt sein, für die Verschiedenheit der Spinalänge, die zwischen den verschiedenen Generationen herrscht, einen anderen Erklärungsgrund anzunehmen als für die Variation der Spinalänge innerhalb einer und derselben Generation.

Von den Ursachen, die wir oben als eventuell die Länge der Spina bestimmend anführten, bleibt also nur die Temperatur — als direkt oder indirekt wirkend — übrig.

Bei der obigen speziellen Behandlung der Daphnien in den verschiedenen Gewässern habe ich zu zeigen versucht, dass in jedem einzelnen Falle ein solcher Zusammenhang zwischen Temperatur und Spinalänge sich denken lässt und in befriedigender Weise die bestehenden Verhältnisse erklärt.

Im nachstehenden will ich kurz die erreichten Resultate und die Gründe, auf die sie sich stützen, zusammenfassen.

Zur Orientierung für die Darstellung habe ich nachstehende Tabelle über die Spinalänge zusammengestellt. Die 1. und die 2. Generation werden hier je für sich behandelt, und für jede Population werden die Höchst-, Mindest- und Mittellänge zu einem bestimmten Zeitpunkt aufgeführt. In Klammern wird die Gesamtgrösse (T) des Individuums, dessen Spinalänge angeführt wird, angegeben. Masse in  $\frac{1}{100}$  mm.

Betrachten wir da zunächst die Zeit, wo die Temperatur im grossen und ganzen im Anstieg begriffen ist, d. h. den Monat Juli,<sup>1</sup> so finden wir folgendes:

<sup>1</sup> Ich halte mich hier zunächst an die Zeit, wo die Temperatur im grossen und ganzen steigend ist. Berücksichtigt man nur die Lufttemperatur, so muss man also die erste Hälfte des August mitrechnen (S. 190). Berücksichtigt man dagegen den Umstand, dass die Wassertemperatur ausserdem in hohem Grade von der di-

Gewässer	Datum	I. Generation			II. Generation		
		Max.	Min.	Med.	Max.	Min.	Med.
I, II	9-10/7	48 (82)	26 (248)	34	—	—	—
III	15/7	59 (235)	27 (211)	43	—	—	—
III	8/8	58 (279)	19 (238)	44	65 (163)	39 (133)	47
IV	14/7	46 (144)	25 (160)	34	—	—	—
IV	8/8	51 (245)	22 (231)	29	41 (129)	34 (126)	37
V	16/7	29 (257)	15 (185)	26	46 (85)	43 (83)	44
VIII	22/7	20 (207)	17 (197)	19	41 (78)	37 (85)	38
VIII	5/8	15 (221)	10 (207)	14	32 (168)	25 (172)	28
IX	22/7	17 (219)	15 (201)	17	—	—	—
IX	5/8	20 (224)	10 (?)	17	—	—	—
X	5/8	17 (224)	14 (204)	15	31 (116)	17 (177)	25
XVI	28/7	} 68 (308)	53 (284)	61	<sup>1</sup> 82 (248)	61 (150)	70
XVI	28/7				<sup>2</sup> 58 (105)	34 (61)	51
XVII	31/7	48 (267)	31 (284)	42	65 (211)	49 (136)	57
XVIII	3/8	65 (325)	44 (263)	56	61 (226)	46 (221)	52
XVIII	21/8	} 48 (318)	34 (303)	41	<sup>1</sup> 43 (238) <sup>3</sup>	39 (224) <sup>3</sup>	41
XVIII	21/8				<sup>2</sup> 65 (211) <sup>4</sup>	31 (163) <sup>5</sup>	—
XIX	3/8	17 (211)	8 (180)	12	37 (78)	17 (112)	28
XX	3/8	22 (253)	14 (228)	17	41 (139)	27 (139)	35
XX	21/8	17 (248)	0 (262)	8	27 (150) <sup>4</sup>	15 (167) <sup>3</sup>	21
XXI	3/8	51 (218) <sup>3</sup>	26 (255) <sup>6</sup>	46	58 (163)	32 (163)	46
XXI	3/8	51 (218) <sup>4</sup>	31 (218)	—	—	—	—
XXI	22/8	56 (226) <sup>4</sup>	20 (262) <sup>3</sup>	42	68 (160)	34 (112)	53
XXV	13/8	46 (223)	36 (260)	42	44 (119)	8 (202)	18
XXVI	16/8	37 (286)	34 (275)	36	—	—	—

Innerhalb der 1. Generation haben, wenn nur ausgewachsene oder fast ausgewachsene Individuen vorhanden sind, die grössten die längste Spina. Dies ist der Fall in III d. 15/7, V d. 16/7, VIII d. 22/7, IX d. 22/7, XVI d. 28/7 und XVII d. 31/7. Da wir oben (S. 393) bewiesen haben,

rekten Insolation (der Sonnenhöhe) abhängt, so dürfte man mit steigender Temperatur nicht länger als bis etwa den 1. August zu rechnen haben. Die Temperaturzahlen in den einzelnen Fällen sprechen auch hierfür, obwohl eine Variation um dieses Datum herum ja infolge zufälliger Witterungs- oder anderer lokaler Verhältnisse möglich sein muss.

<sup>1</sup> Der erste Wurf.

<sup>2</sup> Der zweite Wurf.

<sup>3</sup> Mit Eph.

<sup>4</sup> Ohne Eph.

<sup>5</sup> Juv.

<sup>6</sup> Eph. abg.



dass diese grössten Individuen die jüngsten sind, so folgt hieraus, dass die jüngsten Individuen die längste Spina haben.

Kommen dagegen innerhalb der 1. Generation ausser ausgewachsenen Individuen auch juvenile vor, so haben diese die längste Spina, z. B. in I d.  $9-10/7$  und IV d.  $16/7$ . Die längste Spina findet sich auch in diesem Falle bei den jüngsten.

Stellt man dies mit der Temperatur zusammen, die in allen diesen Fällen am niedrigsten gewesen ist, als die ältesten Individuen geboren wurden, und dann nach und nach gestiegen ist, so findet man eine vollständige Übereinstimmung zwischen der Temperatursteigerung und der Zunahme der Spinalänge.

Betrachtet man weiter die 2. Generation in ihrer Gesamtheit, so findet man, dass sie bis auf zwei Ausnahmen (XVIII d.  $3/8$  und XXV d.  $13/8$ )<sup>1</sup> längere Spinen hat als die 1. Generation. Da im grossen und ganzen die Temperatur seit der Erzeugung der 1. Generation gestiegen ist, so finden wir also hier eine Übereinstimmung zwischen Temperaturverlauf und Spinalänge.

Sieht man dagegen zu, wie die Spinalänge innerhalb dieser 2. Generation variiert, so findet man eine augenfällige Verschiedenheit gegenüber der ersten. Die jüngsten Exemplare, die hier stets am kleinsten sind, haben in der Regel kürzere Spinen als die älteren. Da eben während der Erzeugungszeit der 2. Generation, die in Ende Juli und Anfang August fällt, die Temperatur zu sinken beginnt, so ist diese Abnahme der Spinalänge im Laufe der Erzeugung der 2. Generation eben das, was man erwarten muss, wenn ein Zusammenhang zwischen Temperaturverlauf und Spinalänge besteht.

Ist die Probe genommen worden, bevor diese Temperatursenkung begonnen hat, so haben jedoch die jüngsten Individuen der 2. Generation ebenso lange (V d.  $16/7$ ) oder längere (VIII d.  $22/7$ ) Spina als die älteren. Dies ist auch der Fall so spät wie d.  $5/8$  in VIII und IX, was darauf hindeutet, dass die Temperatur auf diesem Lokal sich ungewöhnlich hoch gehalten hat. Die Temperatur des Wassers ist auch in diesem Falle höher d.  $5/8$  als d.  $22/7$ . Ein Umstand, der des weiteren die Bedeutung der Temperatur hierbei beweist.

Berücksichtigt man nur die Verschiedenheit der Spinalänge bei verschiedenen Individuen einer und derselben Population, so kann man also folgende allgemeine Regel aufstellen: Die Individuen, die ihre Embryonalentwicklung bei einer niedrigeren Temperatur durchgemacht haben, haben eine kürzere, die, welche sie bei einer höheren Temperatur durchgemacht haben, eine längere Spina.

<sup>1</sup> Was XVIII d.  $3/8$  betrifft, so ist der Unterschied so unbedeutend, dass dieser Fall kaum als eine Ausnahme von der Regel bildend angesehen werden kann. Betreffe XXV d.  $13/8$  siehe die Spezialbehandlung auf S. 353.

Die Variation der Spinallänge während der Vegetationsperiode stimmt vollständig mit dem Temperaturverlauf überein.

Ausser dieser Variation der Spinallänge bei verschiedenen Individuen kommt auch eine Variation der Spinallänge bei einem und demselben Individuum im Laufe des Lebens vor.

Eine solche Variation kann da zunächst darin bestehen, dass die Spina gleichwie der Körper überhaupt mit dem Alter an Länge zunimmt, und dass dieser Zuwachs gleichen Schritt mit dem Körperzuwachs hält.

Im vorhergehenden haben wir in keinem Falle etwas gefunden, was für ein solches dem Körperwachstum paralleles Wachstum der Spina spricht. Im Gegenteil haben wir gefunden, dass die Länge der Spina schon bei jungen, vor kurzem ausgeschlüpften Individuen oft so gross ist, dass ein dem Körperwachstum paralleles Wachstum der Spina vollkommen ausgeschlossen ist. Ein solches Individuum sehen wir z. B. in der Tabelle für II d.  $\frac{9}{7}$ — $\frac{10}{7}$  (S. 212). T ist hier nur 82, d. h. nicht ein Drittel des Wertes für das ausgewachsene Tier, während S 48 ist, eine Spinallänge, die nur wenige ausgewachsene Tiere haben. Noch deutlicher tritt dies bei einem Exemplar in Tab. XVI d.  $\frac{28}{7}$  (S. 307) hervor, wo T = 75, S = 58. Um ein paar weitere Beispiele zu wählen, so ist bei der 1. Generation in III d.  $\frac{15}{7}$  S = 27—59, wo T = 200—245. Den  $\frac{8}{8}$ , wo T = 238—279, ist S = 19—58. Den  $\frac{22}{7}$  sind diese Werte bei der 2. Generation in VIII S = 37—41, T = 78—85. Den  $\frac{5}{8}$  S = 25—32, T = 168—179. Trotz des beträchtlichen Zuwachses von T in diesen beiden Fällen hat die Spina nicht nur nicht an Länge zugenommen, sondern sogar abgenommen.

Geht man von den Werten der Spinallänge aus, die in den vorhergehenden Spezialtabellen aufgeführt sind, so wird man in Wirklichkeit nichts finden, was dafür spricht, dass die Spina überhaupt während des Lebens des Individuums nach den ersten freien Stadien zunimmt. In den vereinzeltten Fällen, wo die Spina bei einer späteren Probeentnahme länger als früher im Jahre gewesen ist, z. B. Mittellänge in III d.  $\frac{8}{8}$  (S = 44) im Verhältnis zum  $\frac{16}{7}$  (S = 43), erklärt sich dieses Verhältnis daraus, dass nach dem  $\frac{16}{7}$  Individuen mit längeren Spinen geboren worden sind, was auch die nach dem  $\frac{16}{7}$  erzeugte 2. Generation sicher zeigt. Da in der Regel die zweite Probeentnahme so spät geschehen ist, dass die Temperatur bereits hat sinken können, so ist es jedoch nicht möglich, sicher zu beweisen, dass die Spina während des Lebens des Individuums, gerechnet von dem Zeitpunkt an, wo die freie Brut ihre definitive Form angenommen hat, nicht an Länge zunimmt. Ich halte ein solches Wachstum für wenig wahrscheinlich, und wenn es wirklich stattfinden sollte, jedenfalls für höchst unbedeutend. Eine Theorie, die möglicherweise diese Erscheinung erklärt, werde ich weiter unten darlegen.

Die Tabellen zeigen dagegen unzweideutig, dass die Spina im Laufe des Lebens des Individuums während der Zeit, wo die Temperatur im Sinken begriffen ist, an Länge abnimmt. Die Übersichtstabelle zeigt eine solche Abnahme der Spinalänge in sämtlichen Fällen ausser betreffs III d.  $\frac{16}{7}$ — $\frac{8}{8}$ , welchen Fall ich oben erklärt habe. Auch betreffs IX d.  $\frac{22}{7}$ — $\frac{5}{8}$  ist die Abnahme unbedeutend oder beruht auf einem Zufall, was man auch im Hinblick auf den Temperaturverlauf (siehe S. 275 u. 276) zu erwarten hat. In XVIII dagegen, wo ca. 3 Wochen mit sinkender Temperatur zwischen den Probeentnahmen liegen, finden wir d.  $\frac{3}{8}$  als Mittellänge der Spina 56, d.  $\frac{21}{8}$  nur 41. Schon d.  $\frac{3}{8}$  sieht man in diesem Falle, dass eine Abnahme der Spinalänge stattfinden wird. Alle Individuen der 1. Generation in der Tabelle tragen Ehippien. Auf diese Ehippienbildung (Eph. Nr. 1, siehe die Spezialbehandlung) folgt eine neue Ehippienbildung, der eine Häutung vorausgeht. Man kann auch unter den alten Schalen die Konturen der neuen sehen, insbesondere ist es leicht, die neuen und kürzeren Schalenstacheln zu beobachten. In der Tabelle (XVIII d.  $\frac{3}{8}$ , S. 321) habe ich in Klammern die Länge dieser neuen Schalenstacheln angegeben. Ihre Länge schwankt zwischen 34 und 48, ihre Mittellänge ist 43,5.

Dass diese neuen Schalenstacheln nicht bei oder nach der Häutung wachsen oder sich strecken, ersehen wir, wenn wir die 1. Generation d.  $\frac{21}{8}$  betrachten. Die Spina variiert hier zwischen 34 und 48, die Mittellänge ist 41. Eine vollständige Übereinstimmung also, welche teils zeigt, dass die Länge des neuen Schalenstachels schon recht lange vor der Häutung definitiv bestimmt ist, teils dass nur eine Häutung während der Zeit  $\frac{3}{8}$ — $\frac{21}{8}$  stattgefunden hat.

Dass der Schalenstachel bei einer eventuellen weiteren Häutung aufs neue an Länge abnehmen wird, sieht man d.  $\frac{21}{8}$ , wo in einem Falle unter einem Schalenstachel, der 44 lang ist, eine neue 24 lange Spina wahrzunehmen ist.

Die Tabellen zeigen, dass auch betreffs der 2. Generation dasselbe Verhältnis statthat.

Derartige neue, kürzere Stacheln habe ich ausserdem (in Klammern) in den Tabellen IX d.  $\frac{5}{8}$  (S. 277), XVII d.  $\frac{31}{7}$  (S. 316), XXVI d.  $\frac{16}{8}$  (S. 355) notiert. Auch in anderen Fällen sind sie natürlich vorgekommen.

Diese in Zusammenhang mit den Häutungen stehende individuelle Abnahme der Spinalänge während des späteren Teils der Vegetationsperiode bewirkt, dass die Verhältnisse zwischen Spinalänge und Körperlänge (T) usw., wie dies aus den Tabellen hervorgeht, bedeutend unregelmässiger während dieser Zeit erscheinen (siehe die Übersichtstabelle).

Wir haben oben gesehen, dass diese individuelle Abnahme der Spinalänge vollkommen mit dem Temperaturverlauf übereinstimmt. Gegen diese Zusammenstellung liesse sich jedoch der Einwand



erheben, dass auch die Nahrungszufuhr gegen das Ende der Vegetationsperiode hin abnimmt. Dies hat zweifellos seine Richtigkeit. Dass die Verminderung der Nahrungszufuhr nicht eine individuelle Abnahme der Spinalänge bewirkt, zeigen uns jedoch mehrere Fälle, wo Nahrungszufuhr und Temperatur nicht einander parallel verlaufen. Als Beispiel will ich nur V d. <sup>16</sup>/<sub>7</sub> anführen. Hier ist die Nahrungszufuhr infolge von Austrocknung sehr schlecht geworden, während die Temperatur ungewöhnlich hoch ist. In Übereinstimmung mit der hohen Temperatur und trotz der schlechten Ernährung sind alle neuen (unter den alten sichtbaren) Spinen bei bevorstehender Häutung völlig ebenso lang wie die alten.

Hieraus geht auch hervor, dass die individuelle Abnahme der Spinalänge gegen das Ende der Vegetationsperiode hin in keinem direkten ursächlichen Zusammenhang mit den Häutungen während der Zeit der Ephippienbildung steht.

Fassen wir das oben Gesagte zusammen, so erhalten wir folgendes Übersichtsbild:

Diejenigen Daphnien, die aus den überwinternden Dauereiern zu Beginn der Vegetationsperiode, wo die Temperatur niedrig ist, hervorgehen, haben eine kurze Spina. Gleichzeitig damit, dass die Temperatur danach steigt, wird die Spina bei später geborenen Individuen länger, ob diese nun der 1. oder der 2. Generation angehören. Beginnt die Temperatur späterhin zu sinken, so erhalten die Individuen, die dann geboren werden, wieder eine kürzere Spina und zwar eine um so kürzere, je später sie geboren sind, d. h. je niedriger die Temperatur ist.

Bei einem und demselben Individuum nimmt die Länge der Spina nicht (oder nicht nennenswert) nach dem oder den ersten freien Stadien ihres Lebens zu, auch wenn die Temperatur zu steigen fortfährt. Sinkt die Temperatur, so nimmt dagegen die Spinalänge bei jeder Häutung in Übereinstimmung mit dem Temperaturverlauf ab.

Die Nahrungszufuhr sowie die Nummerfolge der Generationen und der Würfe oder irgend welche innere Faktoren üben dagegen keine Einwirkung auf die Variationen der Länge der Spina aus.

Als die Zeit, die für die Länge der Spina entscheidend ist, muss die Zeit der Embryonalentwicklung angesehen werden — gleichgiltig ob diese in den überwinternden Ephippien oder in den Bruträumen der Muttertiere vor sich geht. Eine frühere Induktion (in den Ovarien) oder Präinduktion der Spinalänge muss als ausgeschlossen betrachtet werden. Was die spätere Abnahme der Spinalänge betrifft, so muss man die Möglichkeit

einer direkten Einwirkung auf Verminderung der Länge hin während des ganzen freien Lebens des Individuums annehmen.

### Die Bedeutung der Variation der Spinalänge.

Die oben geschilderte Variation der Spinalänge stimmt vollkommen mit den Temporalvariationen überein, die zuvor bekannt sind, und die der berühmte Süßwasserbiologe WESENBERG-LUND (1900) zuerst mit den Änderungen der Tragkraft des Wassers, die im Laufe des Jahres stattfinden, in Zusammenhang stellte, welche Änderungen ihrerseits vor allem durch die periodischen Variationen der Temperatur bedingt sind. Dass diese Tragkraft des Wassers der Hauptsache nach durch die innere Reibung oder die Viskosität bedingt ist, hat OSTWALD (1902) nachgewiesen.

Die Temporalvariationen sind dieser Ansicht gemäss als direkte Anpassungen an ein schwebendes Leben im Wasser anzusehen, wo das Schwebevermögen umgekehrt proportional der Sinkgeschwindigkeit ist. Die Anpassungen zielen darauf ab, die Sinkgeschwindigkeit so klein wie möglich zu machen. Die Sinkgeschwindigkeit, ausgedrückt durch OSTWALDS Formel (1903),

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{innere Reibung}},$$

ist wiederum von drei Faktoren abhängig, unter welchen das Übergewicht in diesem Falle als relativ konstant anzusehen ist (vgl. OSTWALD 1903, WESENBERG-LUND 1908). Die innere Reibung oder die Viskosität nimmt dagegen mit steigender Temperatur ab. Damit die Sinkgeschwindigkeit konstant oder das Schwebevermögen gleich werden soll, muss also der Formwiderstand zunehmen. In diesem Falle wird die Zunahme des Formwiderstandes durch eine Steigerung der Länge der Spina bewirkt.

Prüft man in ein paar speziellen Fällen, wie die Sinkgeschwindigkeit sich verhalten muss, so findet man, wenn das Übergewicht als konstant betrachtet wird, dass im Anfang der Vegetationsperiode die innere Reibung dank der niedrigen Temperatur relativ hoch ist. Damit die Sinkgeschwindigkeit sich auf einem gewissen niedrigen Niveau halten soll, ist also nur ein relativ geringer Formwiderstand erforderlich. Die Spina ist daher kurz.

Hat die steigende Temperatur die innere Reibung vermindert, so muss der Formwiderstand zunehmen, damit die Sinkgeschwindigkeit dieselbe bleiben soll. Die Spina bei einem unter diesen Verhältnissen geborenen Individuum ist daher länger als im vorigen Falle.

Dies gilt jedoch nur, wenn man unter verschiedenen Temperaturverhältnissen geborene Tiere derselben Population mit einander vergleicht.

Bezüglich eines und desselben Individuums liegt dagegen die Sache anders. Ein Individuum, das z. B. zu Anfang der Vegetationsperiode geboren ist, hat eine den herrschenden Verhältnissen in bezug auf Temperatur und Viskosität angepasste Spina. Wenn die Temperatur dann steigt (die Viskosität abnimmt), muss der Formwiderstand zunehmen, damit das Schwebevermögen nicht schlechter wird. Dies ist nun nicht der Fall. Dank dem durch den Zuwachs vermehrten Volumen wird der Formwiderstand zunehmend geringer. Hierzu kommt, dass die Spina nicht in derselben Masse wie der Körper im übrigen an Länge zunimmt, was seinerseits zur Folge hat, dass die Spina die Bedeutung für den Formwiderstand einbüsst, die sie besass, als sie einen relativ grossen Teil des Tieres in seiner Gesamtheit ausmachte. Hierzu kommt ferner, dass das Übergewicht zunimmt (siehe unten).

Das Schwebevermögen wird m. a. W. während des Wachstums immer schlechter.

Nicht einmal wenn die Wassertemperatur aufs neue zu sinken beginnt, können wir das Schwebevermögen der ausgewachsenen Daphnien als den Verhältnissen angepasst betrachten. Die absolute Verschlechterung des Schwebevermögens, die teils das fortgesetzte Wachstum, teils die durch die sinkende Temperatur bedingte Verminderung der Spinalänge mit sich bringen, dürfte ganz oder nahezu die Wirkung der gesteigerten Viskosität aufheben.

Dass die Spina unter diesen Verhältnissen überhaupt an Länge abnimmt, spricht dafür, dass sie für das Schweben nichts mehr bedeutet.

Ich ziehe hieraus den Schluss, dass das Schwebevermögen keine grössere Bedeutung für die ausgewachsenen Tiere hat.

Es erhält dies auch seine volle Bestätigung durch Beobachtungen über ihr Leben in den Kleingewässern. Die Wassertiefe in diesen, die oft ein paar Dezimeter oder sogar einige Zentimeter nicht übersteigt, ist so gering, dass nur ein höchst unbedeutendes Sinken erforderlich ist, bis der Boden erreicht wird. Die Daphnien, die leicht mit dem blossen Auge zu beobachten sind, sieht man jedoch nie auf dem Boden oder auf Vegetation ruhend. Um dies zu vermeiden, sind sie ständig in aktiver Bewegung. Sie schwimmen ständig umher unter kräftigen Schlägen mit den Antennen. Ein Schweben kommt überhaupt nicht vor.

Anders stellt sich die Sache betreffs der sehr jungen Tiere. Bei diesen ist die Spina im Verhältnis zu dem übrigen Körper so lang, dass sie ein höchst beträchtliches Schwebeorgan darstellt. Hierzu kommt, dass das Volumen geringer ist, was des weiteren dazu beiträgt, die Sinkgeschwindigkeit zu vermindern. Diese beiden Faktoren ermöglichen ein so vollständiges Schweben (langsames Sinken), dass es auch in sehr seichten Gewässern von wirklicher Bedeutung während der Zeit wird, wo die soeben freigewordenen jungen Individuen noch nicht die Kraft besitzen, sich lediglich durch aktive Bewegung im Wasser schwimmend



zu erhalten. Gewinnen die Tiere durch Wachstum an Stärke (Schwimmvermögen), so verliert dieses Schwebevermögen mehr und mehr seine Bedeutung, um schliesslich bei den ausgewachsenen Tieren überhaupt keine Rolle mehr zu spielen.

Betrachtet man also in Übereinstimmung mit WESENBERG-LUND, OSTWALD u. a. die Spina bei den Daphnien als Schwebeargan und die Temporalvariationen als Anpassung (entstanden durch direkte Milieuwirkung, Auslese oder Mutation) an die Variationen der Tragkraft des Wassers (unabhängig davon, wie diese Variationen entstehen, oder was sie bezüglich der chemisch-physikalischen Eigenschaften des Wassers bedeuten), so findet man, dass die obigen Befunde sich nur zum Teil in Übereinstimmung mit dieser Theorie erklären lassen.

Man kann nämlich bei den ausgewachsenen Daphnien nicht von einem Schweben sprechen oder die Spina als Schwebefortsatz betrachten. Man kann auch nicht bei den ausgewachsenen Tieren eine Variation der Spinallänge finden, die, was diese Tiere betrifft, dem theoretischen Bedürfnis nach einem Schwebeargan entspricht. Die Spina müsste solchenfalls bei den ausgewachsenen Tieren erstens mit der steigenden Temperatur, die eine Abnahme der Viskosität bewirkt, und zweitens mit dem Wachstum des Tieres zunehmen, welches Wachstum durch Verminderung des Formwiderstandes gleichfalls dazu beiträgt, die Sinkgeschwindigkeit zu erhöhen. Hierzu kommt, dass das Übergewicht der Daphnien auch mit dem Alter durch Erzeugung schwerer Eier in den Ovarien, die Ephippienbildung usw. gesteigert wird.

Was dagegen die Bedeutung der Spina und Variation bei den soeben freigewordenen jungen Daphnien betrifft, so lassen sie sich sehr wohl in Übereinstimmung mit der WESENBERG-LUND-OSTWALD-schen Theorie erklären.

Dass, wie oben erwähnt, ein Schweben bei den ausgewachsenen Daphnien nicht vorkommt, sondern dass diese sich durch aktive Bewegung schwimmend erhalten, ist eine Sache, die ich bereits 1910, als das Material zu dieser Arbeit eingesammelt wurde, bei wiederholten Gelegenheiten konstatierte.<sup>1</sup>

1913 hat WOLTERECK in sehr eingehender Weise die aktive Bewegung (Schwimmbewegung) bei den Planktoncladoceren behandelt und genauer analysiert und ist hierbei zu neuen und aufsehenerweckenden Ergebnissen gekommen.

WOLTERECK konstatiert, dass diejenigen Planktoncladoceren, bei denen ein eigentliches Schweben vorkommt (*Diaphanosoma* und event. *Moina*) sog. Schwebefortsätze entbehren. Bei denjenigen Planktonclado-

<sup>1</sup> Infolge der geringen Tiefe und Grösse der Gewässer und der dunklen Farbe der Daphnien waren diese sehr leicht zu beobachten, was ich oft tat, um unter anderem ihre Verteilung und ihr Verhalten gegenüber der Beleuchtung und Schwan-  
kungen derselben kennen zu lernen.

ceren, bei denen solche Schwebefortsätze vorhanden sind und die klassische Beispiele einer Temporalvariation darbieten (*Daphnia*, *Bosmina*), ist dagegen die eigene aktive Bewegung (Schwimmbewegung) die wichtigste Weise, auf die sie sich schwimmend erhalten. Im Verhältnis zu der Eigenbewegung verliert das Schweben alle Bedeutung. Die sog. Schwebefortsätze haben nur Bedeutung als "Steuerorgane", wenn sie einen Winkel mit der Bewegungsrichtung bilden (wobei sie wie ein festgestelltes Steuer an einem Boot wirken), oder als "Führungs- oder Stabilisierungsflächen", wenn sie der Bewegungsrichtung parallel sind.

In Übereinstimmung mit seiner Theorie ändert WOLTERECK die OSTWALDSche Formel ab in

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht} \times \text{Abwärtsbewegung und -steuerung}}{\text{Reibung} \times \text{Aufwärtsbewegung und -steuerung}}$$

"Reibung" schliesst dabei sowohl die "innere Reibung" des Wassers als auch die Reibung des Körpers gegen das Wasser in sich; ihr wird von WOLTERECK "keine besonders grosse Bedeutung" beigemessen.

WOLTERECKS Theorie stützt sich auf eine sehr eingehende Analyse des Schwimmens dieser Planktoncladoceren. Er zeigt in jedem einzelnen Falle, wie die Steuer- und Führungsorgane wirken, und weist darauf hin, dass "schon minimale Längen- oder Stellungsänderungen der Richtungsorgane merkbaren Einfluss auf die Beschaffenheit der Schwimmbahnen haben; deshalb können die kleinen Anfänge und Etappen solcher Blastovarianten Selektionswert haben".

Damit hat WOLTERECK die Schwierigkeit beseitigt, die vom Selektionsgesichtspunkt aus darin lag, dass ein geringer Ansatz zu diesen Organen keinen Wert haben sollte, wenn sie nur Schweborgane wären. WESENBERG-LUND ist auch der Ansicht, dass nicht Selektion, sondern direkte Milieuwirkung zu ihrer Ausbildung geführt hat.

Diese Theorie WOLTERECKS scheint mir von selbst zu der Frage einzuladen: Wenn nun dem Schweben und den Faktoren, von denen das Schweben abhängt, Viskosität, Formwiderstand usw., welche regelmässig im Laufe des Jahres variieren, nur geringe Bedeutung im Verhältnis zu der Eigenbewegung zukommt, weshalb variieren dann die "Steuer- und Stabilisierungsorgane" auf eine regelmässige Weise? Ist die Eigenbewegung dominierend, wenn es gilt, die Tiere im Wasser schwebend zu erhalten, weshalb fahren sie nicht das ganze Jahr hindurch fort zu schwimmen, wie z. B. die Planktondaphnien es im Winter ohne besondere "Steuer- und Stabilisierungsorgane" tun? Ist nicht die Ausbildung dieser Organe, m. a. W. der Temporalvariationen, überhaupt nach WOLTERECKS Theorie unnötig?

Hierauf kann man zunächst antworten, dass während der wärmeren Jahreszeit Veränderungen im Aussehen des Tieres im übrigen, welche

Störungen in der Schwimmbewegung hervorrufen, z. B. der hohe Brutraum bei gewissen *Bosmina*-Formen, eine Veränderung der Steuerapparate notwendig machen. Dieser spezielle Fall reicht jedoch nicht als Erklärungsgrund aus.

WOLTERECK sieht die hauptsächliche Aufgabe der Steuerapparate darin, ein möglichst horizontales Schwimmen zu bewirken, die Tiere auf einem bestimmten, begrenzten Niveau zu halten.

Es erhebt sich hier die Frage: ist diese möglichst horizontale Schwimmbahn von grösserer Bedeutung im Sommer als im Winter? und aus welchen Gründen?

WOLTERECK erklärt dies mit Hilfe der Ernährungsverhältnisse. "Im Winter bewohnen die Nähralgen die ganze durchmischte Wassermasse; die Cladoceren sind daher nicht an bestimmte Zonen gebunden, also brauchen sie dann i. a. weniger entwickelte Richtungsorgane." Im Sommer sind dagegen die Nähralgen in einer bestimmten Wasserschicht gesammelt. WOLTERECK sagt: "Durch ihre vorwiegend horizontalen, bezw. flach geneigten Schwimmbahnen halten sich die pelagischen Cladoceren dauernd in ihrer (im Sommer) zonar begrenzten 'Nahrungsschicht'."

Hierzu kommt, dass sowohl die Oberfläche ("surface film" nach SCOURFIELD) als auch die Sprungschicht für die Planktoncladoceren verhängnisvoll sind. Dass besonders die Oberfläche dies sein kann, beweist WOLTERECK durch Beispiele.

Gegen diese Darstellung WOLTERECKS lässt sich nun zunächst der Einwand erheben, dass man keine nähere Kenntnis von dem Verhältnis zwischen den Planktoncladoceren und ihren zum Nannoplankton gehörigen Nähralgen besitzt. Dass ihre Verteilung während der verschiedenen Jahreszeiten übereinstimmt, wie WOLTERECK es betont, ist bis auf weiteres eine unbewiesene Annahme. Jedenfalls kann man nicht mit Gewissheit von einer so engen zonaren Begrenzung im Sommer sprechen, wie WOLTERECKS "horizontale bezw. flach geneigte Schwimmbahnen" sie zu fordern scheinen.

Was die Gefahr, welche Oberfläche und Sprungschicht mit sich bringen, betrifft, so ist es ferner klar, dass bezüglich der Oberfläche die Gefahr nicht gut grösser des Sommers als zu irgend welcher anderen Jahreszeit sein kann, vorausgesetzt dass der See nicht eisbelegt ist. Stände die Entwicklung der Richtungsorgane in irgend welchem Zusammenhang mit der Selektionswirkung der Oberfläche, so wäre es unerklärlich, weshalb die Temporalvariationen gerade bei einer Temperatur von 14–16° C. auftreten sollten, was sowohl WESENBERG-LUND als WOLTERECK gefunden haben.

Dasselbe lässt sich betreffs der Sprungschicht sagen. Ich habe in zahlreichen mittelschwedischen Seen Gelegenheit gehabt, zu konstatieren, dass die Sprungschicht, wenn die Tiefe des Sees nicht recht bedeutend ist, schon bevor eine Temperatur von 14–16° C. erreicht wird, den Boden



erreicht. Nur eine Andeutung zu einer Sprungschicht findet sich eine kurze Zeit hindurch in diesen.

In tieferen Seen ist ferner die von der Sprungschicht nach unten zu begrenzte Wassermasse recht bedeutend. Schon zu der Zeit, wo die Temperatur  $14-16^{\circ}$  C. beträgt, habe ich die Sprungschicht in einer Tiefe von 5—10 m liegend gefunden. Später im Sommer sinkt sie auf ungefähr 15 m.

Ist es ferner sicher, dass die Planktoncladoceren auf ein bestimmtes Niveau oberhalb der Sprungschicht im Sommer beschränkt sind? Aus eigener Erfahrung kann ich diese Frage mit Nein beantworten. So habe ich im See Vidöstern (Småland, Südschweden) d. 2. Aug. 1912 *Daphnia hyalina* bedeutend zahlreicher unter als über der Sprungschicht gefunden, die hier in 10—15 m Tiefe belegen war. Die Temperatur war an der Oberfläche  $20,1^{\circ}$ , in 10 m Tiefe  $19,00^{\circ}$ , in 15 m Tiefe  $14^{\circ}$ , am Boden (27 m)  $11,8^{\circ}$  C.<sup>1</sup> Dieses Beispiel bestätigt meine Ansicht, dass der zentrale Punkt bezüglich der Temporalvariationen, ihre ökologische Bedeutung, die Frage nach dem "Warum" von WOLTERECK nicht in genügender Weise gelöst worden ist. Es erscheint mir auch zweifelhaft, ob eine solche Lösung auf dem von WOLTERECK eingeschlagenen Wege möglich ist.

Wendet man sich nun den Spitzbergener Daphnien zu und prüft, inwieweit WOLTERECKS Theorie für sie zutrifft, so findet man zunächst folgendes. (Da diese Daphnien rein planktonisch sind und deutliche Temporalvariation zeigen, so ist eine solche Prüfung gerechtfertigt.)

1. Die Daphnien sind auf Spitzbergen auf sehr seichte Teiche und Kleinseen beschränkt und daher während ihres ganzen Lebens gezwungen, sich in einer in horizontaler Richtung sehr eng begrenzten Zone aufzuhalten. Geschieht eine Verminderung dieser Zone, so fährt sie kontinuierlich vom Beginn der Vegetationsperiode bis zum Ende derselben fort. Da die Zone von Anfang an so eng begrenzt ist, kann es jedoch nicht Erstaunen erwecken, dass die Temporalvariationen nicht in Übereinstimmung mit dieser Abnahme der Tiefe der Zone verlaufen. Die ökologische Bedeutung der Temporalvariationen muss also in diesem Fall eine andere sein, als wie WOLTERECK es meint.

2. Nach WOLTERECKS Ansicht stellt die Spina bei den Daphnien hauptsächlich ein Stabilisierungsorgan dar. Wir sehen nun, dass die Spina nicht (oder höchst unbedeutend) an Länge zunimmt, während das Tier an Grösse (Volumen, Übergewicht usw.) zunimmt, sowie dass bei den allerältesten und grössten Individuen die Spina sogar an Länge abnimmt. Unterdessen nimmt das Bedürfnis für die Daphnien, sich auf

<sup>1</sup> Die Fänge wurden mittelst eines Schliessnetzes behufs Untersuchung vertikaler Planktonwanderungen ausgeführt.

einem bestimmten Niveau zu halten, zu, d. h. die Wassertiefe wird geringer. Wir finden also, dass diejenigen Formen (Generationen, Stadien usw.), die das grösste Bedürfnis nach Stabilisierungsorganen haben, in Wirklichkeit mit schlechten versehen sind und zwar mit um so schlechteren, je grösser das (theoretische) Bedürfnis ist.

Für diese Temporalvariationen liefert die WOLTERECKSche Theorie also keine Erklärung. Sie stehen im Gegenteil in entschiedenem Widerspruch zu derselben.<sup>1</sup>

Die Erklärung, die am besten auf die Temporalvariation der Spitzbergener Daphnien, wie diese oben geschildert worden ist, passt, scheint mir folgende zu sein:

Die Variationen der Spinallänge sind direkte Anpassungen an das Leben der jungen Daphnien während des Stadiums oder der Stadien, die auf den Austritt aus Brutraum und Ephippien zunächst folgen. Die Temporalvariationen bezwecken, das Schwebevermögen dieser jungen Individuen während der Zeit, wo ihr Schwimmvermögen noch schwach ist, zu erhöhen.<sup>2</sup> Im Laufe des Wachstums wird das Schwimmvermögen immer stärker und gleichzeitig hiermit die Bedeutung dieser Schwebeorgane immer geringer. Bei den ausgewachsenen Tieren spielen sie keine Rolle mehr und erfahren in Übereinstimmung hiermit

---

<sup>1</sup> Ich habe oben darauf hingewiesen, dass WOLTERECKS Theorie nicht in befriedigender Weise den Zentralpunkt des Problems, die Frage nach der ökologischen Bedeutung der Temporalvariationen und der Ursache ihres mit den äusseren Verhältnissen korrespondierenden Verlaufes, löst. Auch bezüglich der genaueren Analyse des Schwimmens der Planktoncladoceren scheint es mir, als wenn WOLTERECK teilweise Irrtümer begangen hätte. Vor allem glaube ich, dass WOLTERECK allzu sehr die Bedeutung der Ruhestellung und den vollständigen oder teilweisen Rückgang zu dieser zwischen den Schwimmstössen unterschätzt hat. Bei Untersuchungen und Experimenten über das Schwimmen der Copepoden, die ich vor einigen Jahren begann (noch nicht veröffentlicht), wurde es mir klar, welche fundamentale Bedeutung die Ruhestellung für diese hat. Hier ist indessen nicht der Ort, näher auf diese Sache einzugehen.

<sup>2</sup> Gleich WOLTERECK der Spina keinen oder einen höchst unbedeutenden Wert als Schwebeorgan beizumessen, erscheint mir, was die jungen Individuen betrifft, unberechtigt. Schon die Grösse der Spina im Verhältnis zu dem Tier im übrigen spricht hierfür. Nach WOLTERECK resultiert jeder Schwimmstoss bei den Daphnien in einer Senkung des Kopfes, d. h. in der Einnahme einer mehr horizontalen Stellung im Wasser. Nach dem Schwimmstoss sinkt das Tier während eines längeren oder kürzeren Zeitraums (während die Tiere sehr jung und schwach sind, ist es wahrscheinlich, dass dieser Zeitraum länger ist als nachdem das Schwimmvermögen grösser geworden ist). Während des Sinkens bietet hierbei die Spina einen verhältnismässig grossen Widerstand gegen das Sinken (Formwiderstand), was darin resultiert, dass teils die Gefahr, das alte Schwimmniveau zu verlassen, geringer wird, teils der Rückgang in eine mehr vertikale Lage langsamer von statten geht. Das Bedürfnis nach einem neuen Schwimmstoss tritt m. a. W. später ein.

eine Reduktion, sobald die ernährungs- und wachstumsphysiologischen Verhältnisse es erlauben.

Was die jungen Individuen betrifft, so halte ich also die Auffassung WESENBERG-LUNDS von den Temporalvariationen für im Prinzip richtig. Bei den ausgewachsenen Tieren entbehren die Temporalvariationen in diesem Falle der Bedeutung. Betreffs derselben ist somit jede Theorie überflüssig.

Was WOLTERECKS Theorie anbelangt, so sprechen die Verhältnisse hier entschieden gegen dieselbe.

Von WESENBERG-LUNDS (1908) Darstellung der Temporalvariationen in den dänischen Seen weichen die Spitzbergener Daphnien in mehreren Hinsichten ab. Nach WESENBERG-LUND sind die Variationen der Hauptsache nach an eine Temperatur von 14—16° C. gebunden. Bevor diese Temperatur im Vorsommer erreicht wird, kommt keine nennenswerte Variation vor; wenn die Temperatur im Herbst niedriger geworden ist, hört sie auf.

Bei den Spitzbergener Daphnien sehen wir den ganzen Variationsverlauf bei einer Temperatur stattfinden, die nie diese Höhe erreicht.

Hieraus folgt auch, dass eine Entsprechung des von WESENBERG-LUND konstatierten Absterbens der alten (vorjährigen) Individuen beim Auftreten der Temporalvariationen hier fehlt.

WESENBERG-LUND weist ferner während des Lebens des Individuums ein Wachstum der variierenden Organe (Schwebeorgane) auf, das während der Zeit, wo die Temporalvariationen am stärksten sind, nicht nur gleichen Schritt mit dem Körperwachstum hält, sondern es sogar übertrifft. Dieses Wachstum hört jedoch auf, wenn das Tier das Stadium der Geschlechtsreife erreicht hat.

Bei unseren Daphnien sehen wir, dass das variierende Organ überhaupt nicht oder nur höchst unbedeutend nach dem oder den allerersten Stadien des freien Lebens des Individuums an Länge zunimmt.

Abgesehen von den Beiträgen, die der Verlauf der Temporalvariationen in diesem Falle zur Lösung der Frage und zur Beurteilung bisher aufgestellter Erklärungsversuche hat liefern können, dürfte die Tatsache, dass typische Temporalvariationen überhaupt auf Spitzbergen vorkommen, von allergrösster Bedeutung sein.

Gilt es zu beurteilen, welche Folgen diese Tatsache für WESENBERG-LUNDS Theorie von der sozusagen historischen Entstehung der Temporalvariationen hat, so ist jedoch folgendes zu beachten. Fürs erste betreffen die Temporalvariationen hier eine andere Art als die von WESENBERG-LUND untersuchten, sodann beziehen sich WESENBERG-LUNDS Theorie und seine Schlussfolgerungen auf grössere Seen und Seerassen, während wir es hier mit Teichen und Kleinseen zu tun gehabt haben.



Man ist daher nicht berechtigt, ohne weiteres WESENBERG-LUNDS Theorie an der Hand der Erfahrungen von meinem Material her zu prüfen.

Mit Rücksicht hierauf will ich mich auf folgende Bemerkungen beschränken: Auch in hocharktischen Gegenden kommen völlig deutliche und typische Temporalvariationen vor (siehe ferner *Anuræa aculeata*). Man kann daher nicht generell die Entstehung der Temporalvariationen mit einer nach der Eiszeit eintretenden recht bedeutenden Temperatursteigerung in Zusammenhang bringen, wenn auch eine solche Temperatursteigerung ganz natürlich notwendig ist, um den Temporalvariationen ihre volle Kraft zu verleihen.

### Fortpflanzungsverhältnisse, Zyklomorphose usw.

Die obige spezielle Behandlung der Daphnienbestände der verschiedenen Lokale zeigt, dass die Fortpflanzung an verschiedenen Lokalen in wesentlich verschiedener Weise verläuft.

Ich will hier über die vorkommenden Typen berichten und beginne da mit dem, der die grösste Anzahl Generationen und Würfe aufweist.

*Typ 1.* Die aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangene 1. Generation ♀ erzeugt einen 1. Wurf Subitaneier (1. Wurf ♀ der 2. Generation) und bildet darauf einen 2. Wurf Subitaneier (2. Wurf ♀ der 2. Generation). Die 1. Generation geht dann der Regel nach zur Dauereierbildung über (Ephippien Nr. 1). Ein Teil der 1. Generation bildet jedoch einen 3. Wurf Subitaneier (3. Wurf ♀ der 2. Generation) und geht erst danach zur Dauereierbildung über (Ephippien Nr. 1). Nachdem diese Ephippien abgegeben worden, bildet die 1. Generation einen neuen Wurf Dauereier (Ephippien Nr. 2), worauf sie untergeht.

Der 1. Wurf ♀ der 2. Generation erzeugt zu einem Teil Subitaneier (1. Wurf ♀ der 3. Generation), dürfte aber in der Regel unmittelbar Dauereier bilden (Ephippien Nr. 1). Auf diese Subitan- und Dauereierbildung folgt eine neue Bildung von Dauereiern (Ephippien Nr. 2), wonach der Wurf untergeht.

Der 2. Wurf ♀ der 2. Generation bildet direkt Dauereier (Ephippien Nr. 1) und dürfte dann sterben, ohne einen weiteren Dauereierwurf hervorzubringen.

Der 3. Wurf ♀ der 2. Generation erreicht wohl nur selten ein fortpflanzungsfähiges Stadium und bildet solchenfalls wohl stets Dauereier (Ephippien Nr. 1).

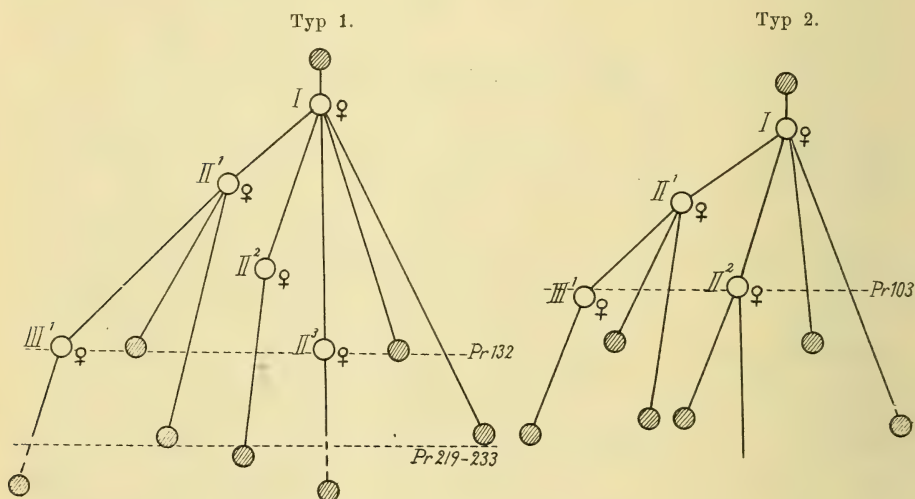
Das Gleiche ist der Fall bei dem 1. Wurf ♀ der 3. Generation.

Das nachstehende Schema liefert eine Übersicht über den Entwicklungsverlauf.

Diesen Entwicklungsverlauf finden wir in Teich XVIII. In der Spezialbehandlung dieses Teiches habe ich eingehend die Richtigkeit der obigen Darstellung nachgewiesen.

*Typ 2.* Auch in Teich XVI ist der Verlauf ungefähr derselbe. Die Probe ist jedoch hier so früh genommen, dass man nicht entscheiden kann, ob ein 3. Wurf der 2. Generation erzeugt wird. Geschieht dies nicht, so erhält man nachstehendes schematisches Übersichtsbild, das dann Typ 2 charakterisieren kann (siehe ferner die Spezialbehandlung, S. 308 – 312).

*Typ 3.* Die Weibchen der 1. Generation erzeugen einen Wurf Subitaneier (1. Wurf ♀ der 2. Generation) und gehen dann zur Bildung von Dauereiern über (Ephippien Nr. 1). Nachdem die Ephippien Nr. 1



Hierbei ist:

- = Dauerei.
- I, II, III = 1:ste, 2:te, 3:te Generation.
- II<sup>1</sup> usw. = 1:ster usw. Wurf der 2:ten Generation.

Die von jeder Generation ausgehenden Linien geben in Reihenfolge von links nach rechts (horizontal) die Würfe von Subitan- oder Dauereiern an, die sie bildet. Die Zeitfolge aber wird von oben nach unten angegeben (vertikal). Eine horizontale Linie soll also im Schema alle diejenigen Stadien über sich haben, die bis zu einer gewissen Zeit zur Ausbildung gekommen sind.

abgegeben worden, bilden sie wiederum einen Wurf Dauereier (Ephippien Nr. 2), worauf sie sterben.

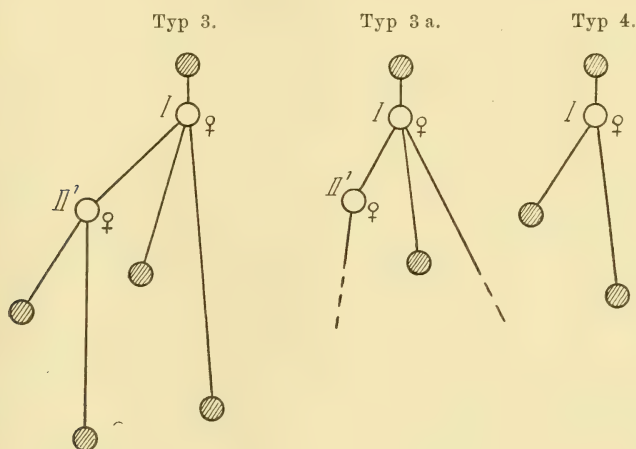
Der 1. Wurf ♀ der 2. Generation bildet direkt einen 1. Wurf Dauereier (Ephippien Nr. 1), auf den unmittelbar ein zweiter Wurf Dauereier (Ephippien Nr. 2) folgt. Die 2. Generation geht darauf unter.

Das nachstehende Schema veranschaulicht den Entwicklungsverlauf.

Dieser Entwicklungsverlauf ist der gewöhnliche auf Spitzbergen und kommt in der überwiegenden Anzahl untersuchter Gewässer vor, ob diese

nun kleine, ganz oder teilweise austrocknende Tümpel, grössere permanente Teiche oder kleinere Seen sind. Er kann dadurch modifiziert werden, dass das Gewässer so frühzeitig austrocknet, dass die 1. Generation nicht mehr als einen Wurf Dauereier zu bilden und der 1. Wurf der 2. Generation nicht das Stadium der Fortpflanzungsfähigkeit zu erreichen vermag. Dies ist z. B. der Fall in Tümpel V (siehe die Spezialbehandlung). Wir erhalten dann das Schema *Typ 3 a*.

Zwischenstadien zwischen Typ 3 und Typ 3 a kommen natürlich vor, je nachdem wie früh die Entwicklung abgebrochen wird. Horizontale Linien, durch Fig. Typ 3 gezogen, können die Folge eines solchen Abbruchs der Entwicklung veranschaulichen. Alles was sich oberhalb der Linie befindet, ist dann in dem fraglichen Fall zur Ausbildung gekommen.



*Typ. 4.* Die aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangene 1. Generation ♀ geht direkt zur Dauereierbildung (Ephippien Nr. 1) über und erzeugt, nachdem diese abgegeben worden, wiederum Dauereier (Ephippien Nr. 2). Eine 2. Generation wird nicht gebildet.

Das Schema Typ 4 veranschaulicht den Entwicklungsverlauf.

Dieser Verlauf, der der denkbar einfachste ist, kommt in Tümpel IX vor (siehe die Spezialbehandlung) und herrscht sicher auch unter dem äusserst spärlichen Daphnienbestande in Tümpel XXVI (siehe diesen).

Eine Mischung von Typ 3 und Typ 4 dürfte in Tümpel VIII vorkommen (siehe die Spezialbehandlung).

Aus den vorhergehenden speziellen Behandlungen geht hervor, dass ich nie eine geschlechtliche Fortpflanzung oder ein Auftreten von Männchen bei den Spitzbergener Daphnien beobachtet habe. Schon LILLJEBORG (1900) sagt betreffs dieser Sache: "Es ist dabei zu bemerken, dass sie in Spitzbergen und Novaja Semlja sich nur partheno-



genetisch zu vermehren scheint, da unter der bedeutenden Menge von z. T. ephippiientragenden Weibchen aus diesen Gegenden, welche ich untersucht habe, niemals Männchen sich vorfanden.“

Dieser Bemerkung ist begreiflicherweise keine grössere Bedeutung beigemessen worden, da das Fehlen von Männchen in den Proben, die LILLJEBORG zur Untersuchung vorlagen, ja auf einem Zufall beruhen konnte. Eine Dauereierbildung ohne Männchen widersprach ausserdem so vollständig allem, was man zuvor von den Fortpflanzungsverhältnissen der Daphnien wusste, dass LILLJEBORGs Annahme als höchst unwahrscheinlich angesehen werden musste.

Aus meinen Untersuchungen geht indessen mit voller Sicherheit hervor, dass wenigstens in ein paar Fällen Ephippien und Dauereier ohne männliche Mitwirkung gebildet werden. Ich denke hierbei an die Gewässer V und IX. In der speziellen Behandlung dieser Lokale habe ich eingehende Beweise dafür geliefert, dass Männchen dort fehlen, obwohl eine lebhaftere Dauereier- und Ephippienbildung vor sich geht. In V (S. 256—257) finden sich ausser der aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangenen 1. Generation Weibchen nur kürzlich freigewordene junge Individuen der 2. Generation. Das Vorkommen von geschlechtsreifen Männchen ist hier ausgeschlossen. In IX (S. 278—279) liegen die Verhältnisse noch deutlicher. Die 1. Generation Weibchen bildet hier ohne vorhergehende Erzeugung von Subitaneiern direkt Ephippien und Dauereier.

Gegen diese Beweise lässt sich ein einziger Einwand erheben, der nämlich, dass die 1. aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangene Generation möglicherweise sowohl aus Weibchen als aus Männchen besteht. Eine solche Möglichkeit widerstreitet jedoch erstens allem, was von Studien in der Natur und von Kulturen unter den verschiedenartigsten Verhältnissen her bekannt ist.<sup>1</sup> Da auch die Erzeugung von entwicklungsfähigen Dauereiern (und Ephippien mit Dauereiern) ohne

<sup>1</sup> EKMAN (1904, S. 88) führt jedoch eine Ausnahme von dieser Regel an, die ich ihres grossen Interesses wegen zitiere: »Von *Daphnia longispina* var. *rosea* habe ich einige Male im Anfange des Sommers zahlreiche Männchen gefunden, welche allem Anscheine nach aus Dauereiern hervorgegangen waren, denn die Weibchen waren alle noch nicht völlig ausgewachsen, und keines trug Eier. Es ist dies, soweit ich weiss, der einzige bekannte Fall unter den Cladoceren, wo die Dauereibrut nicht ausschliesslich aus Weibchen besteht. Diese Männchen schienen indes in keiner Beziehung zur Ausbildung von Dauereiern bei den Weibchen zu stehen, denn in einem andern ähnlichen Falle, wo die Weibchen älter waren, trug keines Dauereier, obgleich die Männchen sehr zahlreich vorhanden waren.« Vorausgesetzt dass diese Deutung der Verhältnisse richtig ist, kann man dies dessenungeachtet gegen meine Schlussfolgerungen nicht verwenden. In diesem Fall kommen nämlich Männchen tatsächlich gemein vor und scheinen übrigens in keiner Beziehung zur Ausbildung von Dauereiern bei den Weibchen zu stehen. In meinem Fall sind dagegen Männchen niemals wahrgenommen worden, obwohl rege Dauereierbildung fort dauert.

männliche Mitwirkung den früheren Erfahrungen widerstreitet, ist jedoch offenbar dieser Umstand nicht absolut beweisend. Schon bei der Behandlung von Tümpel V habe ich daher einen weiteren Beweis dadurch angeführt, dass ich nachwies, dass Männchen in diesem speziellen Falle notwendigerweise vorhanden sein würden, wenn sie überhaupt für die Dauereibildung notwendig wären.

Dass Männchen in diesem Falle gleichwie in Tümpel IX und einigen anderen vorhanden gewesen wären, ohne dass ich ein einziges in den Proben erhalten hätte, die sowohl mit gröberen (Nr. 9) als mit feineren (Nr. 25) Netzen aus den verschiedensten Teilen der Gewässer entnommen worden waren, ist so äusserst unwahrscheinlich, dass das Fehlen von Männchen hier im Verein mit den starken Gründen, die oben angeführt worden sind, meines Erachtens die Bildung von entwicklungsfähigen Dauereiern (einschliesslich ihres Überganges in die Ehipprien) ohne männlichen Einfluss bei den Spitzbergener Daphnien ausser allen Zweifel zu stellen scheint.

Da ich in keinem Gewässer während irgend welchen Stadiums der Entwicklung Männchen gefunden habe, so bin ich sogar der Ansicht, dass die Abwesenheit von Männchen bei den Spitzbergener Daphnien überhaupt die Regel bildet, was nicht Erstaunen erwecken kann, wenn es in einigen Fällen möglich ist. LILLJEBORGs oben angeführte Angabe spricht dafür, dass dies nicht nur in dem Jahre der Fall war, auf das sich meine Untersuchungen beziehen. Die Spitzbergener Daphnien als Rasse dürften durch rein parthenogenetische Fortpflanzung gekennzeichnet sein.

Bevor ich dazu übergehe, eingehender über die Verhältnisse im übrigen zu berichten, will ich in Kürze den Begriff Generations- oder Fortpflanzungszyklus einer Prüfung unterziehen.

WEISMANN (1879) definiert in seiner grundlegenden Untersuchung über die Fortpflanzungsverhältnisse der Cladoceren einen "Fortpflanzungs- oder Generationszyklus" als "die Formenreihe vom Dauerei bis wieder zum Dauerei", und diese Definition ist dann unverändert beibehalten worden.<sup>1</sup> Hierbei kann man nun entweder das Hauptgewicht auf das Dauerei als Resultat einer geschlechtlichen Fortpflanzung oder als ein biologisches Stadium, während dessen die Entwicklung ruht, legen. Weder WEISMANN noch sonstige Forscher haben diese Unterscheidung gemacht. Für sie sind das Dauerei als physiologisches Produkt (die

<sup>1</sup> SCHARFENBERG (1910) gibt jedoch diese Definition unrichtig wieder. Er sagt: »Als Zyklus bezeichnet WEISMANN die Periode vom Ausschlüpfen eines Cladocerenweibchens aus dem Dauerei bis zum Beginn der Entstehung der Geschlechtstiere bei den Nachkommen desselben«. Auch wenn man es für selbstverständlich hält, dass SCHARFENBERG mit »Geschlechtstieren« Männchen meint, schliesst doch seine Definition aus dem Generationszyklus den Teil desselben aus, der zwischen der Bildung dieser Männchen und der Dauereibildung liegt, d. h. den ganzen geschlechtlichen Teil.

Verschmelzung von männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukten) und das Dauerei als biologisches Stadium völlig identische Begriffe gewesen.

Da wir nun gefunden haben, dass Dauereier bei den Cladoceren ohne männliche Mitwirkung gebildet werden können, ist eine solche Betrachtungsweise nicht länger möglich. Wenn es gilt zu entscheiden, was unter einem Generationszyklus zu verstehen ist, muss man das Hauptgewicht entweder auf die physiologische oder auf die biologische Seite der Sache legen.

Betrachtet man in diesem Falle die physiologische Seite — die geschlechtliche Fortpflanzung — als die wichtigste, so müssen offenbar die Spitzbergener Daphnien als azyklisch angesehen werden. Betrachtet man dagegen die biologische Seite — das Ruhestadium — als die wichtigste, so sind sie monozyklisch. Welche der beiden Betrachtungsweisen man auch anwendet, so entspricht die Azyklie oder Monozyklie, um die es sich hier handelt, nicht dem, was man zuvor unter diesen Ausdrücken verstanden hat. Die Azyklie würde nämlich die Erzeugung von Dauereiern in sich schliessen, die Monozyklie dagegen geschlechtliche Fortpflanzung ausschliessen.<sup>1</sup>

Ich finde es daher notwendig, die Fortpflanzungsweise der Spitzbergener Daphnien mit einem neuen Namen zu bezeichnen, nämlich als asexuelle (oder parthenogenetische) Monozyklie.

Im Gegensatz zu der gewöhnlichen Monozyklie bedeutet die asexuelle Monozyklie nur einen Wechsel zwischen Subitan- und Dauereibildung unter ständiger Parthenogenese, nicht einen Wechsel zwischen parthenogenetischer Subitaneibildung und geschlechtlicher Dauereibildung.

Um des näheren klarzulegen, welche Rolle die Männchen hierbei spielen, will ich die 4 ersten der 5 Punkte wiederholen, die ich nach SCHARFENBERG bereits oben angeführt habe (S. 256):

1. Die Entstehung der Dauereier ist gänzlich unabhängig vom männlichen Einfluss.
2. Die Entwicklung der Dauereier geschieht nur nach vorhergegangener Befruchtung.
3. Unbefruchtete Dauereier können bei *Daphnia magna* nicht in den Brutraum übertreten, sondern zerfallen im Ovarium nach einiger Zeit.
4. Die Schale wandelt sich nur dann zum Ehippium um, wenn das Ovarium sich in Dauereibildung befindet.

Was Punkt 1 betrifft, so bedarf er keiner näheren Diskussion.

Punkt 2 ist insofern überflüssig, als aus dem folgenden Punkt 3

<sup>1</sup> Beiläufig sei hier bemerkt, dass die Bezeichnung Jungferneier, Jungfernweibchen usw. anstatt Subitaneier, -weibchen usw. ungeeignet ist, da auch die Dauereier Jungferneier, d. h. auf parthenogenetischem Wege erzeugt, sein können.



hervorgeht, dass, was die Daphnien betrifft, bereits der Übergang in den Brutraum nicht ohne Befruchtung vor sich gehen kann.

Was Punkt 3 anbelangt, so ist an Stelle von "unbefruchtete Dauereier können — — — nicht usw." zu setzen: "Dauereier können nicht ohne männlichen Einfluss usw." Etwas anderes hat SCHARFENBERG nicht behaupten können, und WEISMANN ist im Gegensatz zu SCHARFENBERG der Ansicht, dass die Befruchtung erst geschieht, nachdem die Dauereier in das Ephippium übergegangen sind. Nach SCHARFENBERG besteht der Einfluss der Männchen beim Übergang der Dauereier in die Ephippien teils darin, dass sie durch rein mechanische Einwirkung den Ovidukt für den Durchgang der Dauereier öffnen, teils darin, dass sie diese befruchten. Sowohl das eine als das andere hat SCHARFENBERG nicht sicher feststellen können: "— — — habe ich, wie gesagt, leider nicht feststellen können, halte es jedoch für sehr wahrscheinlich" (S. 18). Alles, was er gleichwie WEISMANN und die übrigen Forscher haben finden können, ist, dass männliche Mitwirkung notwendig für den Übergang der Dauereier in die Ephippien ist.<sup>1</sup> Die Frage nach dem Weshalb bleibt dagegen andauernd unbeantwortet.

Die Weise, wie SCHARFENBERG sie zu beantworten versucht, habe ich hier oben angedeutet. Betreffs des Übertritts der Eier in den Brutraum sagt er: "Beim Dauerei ist der Vorgang analog" (dem bei den Subitaneiern), "nur mit dem Unterschied, dass hier das Tier sich nicht häutet, da ja sonst das eigens zur Aufnahme hergerichtete Ephippium mit abgestreift würde, und dass Begattung eingetreten sein muss, ohne welche das Dauerei allmählich im Ovar zerfällt und nicht imstande ist, überzutreten" (S. 16).

SCHARFENBERG ist also der Ansicht, dass die Subitaneier in die Bruträume deshalb übertreten können, weil dieser Übergang unmittelbar nach einer Häutung geschieht, die Dauereier dagegen nicht, weil eine solche Häutung dann nicht möglich ist. M. a. W.: die Häutung öffnet im ersten Falle die äussere Mündung des Ovidukts, im letzteren Falle wird sie von dem Männchen bei der Begattung geöffnet.

Diese Auffassung SCHARFENBERGS vermag ich leider nicht zu verstehen. Wie hat er sich die Häutung bei einem subitaneierzeugenden Weibchen gedacht? Meint er, dass, nachdem die alte Schale abgeworfen worden, das Weibchen eine Zeitlang "nackt" ist, bis eine neue Schale sich hat ausbilden können, und dass während dieser Zeit der Ovidukt offen ist, darauf aber von der neuen Schale bedeckt wird? Oder meint er, dass das Weibchen bei der Häutung eine neue Schale unter der alten hat, dass aber diese neue Schale anfangs nicht die Mündung des Ovidukts bedeckt, sondern erst allmählich diese überwächst?<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Siehe jedoch unten: SCHARFENBERG 1914.

<sup>2</sup> Dass SCHARFENBERG nicht der Ansicht ist, dass der Ovidukt ständig offen, der Eliaustritt aber nur möglich ist, wenn die Schale neu und weich ist, d. h. eine

Diese beide Auffassungen sind in gleicher Weise unhaltbar. Schon vor der Häutung haben die Daphnien eine neue Schale unter der alten fertig, und es fehlt jeder Grund zu der Annahme, dass eine neue Schale während irgendeines Stadiums sich anders als eine ältere bezüglich der Mündungen der Ovidukte oder anderer innerer Organe verhält.

Hierzu kommt, dass der Ephippienbildung stets eine Häutung vorausgeht (siehe unten über die Häutung), obwohl nicht unmittelbar vor dem Übertritt der Eier in die Ephippien.

WEISMANN (1879, S. 72) liefert einen Beitrag zu dieser Frage, die eigentümlicherweise nicht klargestellt ist. Er schildert dort, wie ein Weibchen mit Subitanembryonen in dem Brutraum, unmittelbar nachdem diese abgegeben worden, von zwei Männchen attackiert wird und nach der Befruchtung 2 Dauereier in den Brutraum abgibt, der damals noch nicht zum Ephippium umgebildet war. Erst 2 Tage später war das Ephippium fertiggebildet. Leider sagt WEISMANN nicht, ob diese Befruchtung usw. vor oder nach der Häutung stattfand, die meinem Befunde nach stets zwischen der Subitan- und der Dauereibildung geschieht. Da indessen das Ephippium erst 2 Tage später fertiggebildet war, bestand hier jedenfalls keine Gefahr, dass bei einer eventuellen Häutung, wie SCHARFENBERG sagt, „das eigens zur Aufnahme hergerichtete Ephippium mit abgestreift“ werden würde.

1914 liefert SCHARFENBERG selbst einen neuen und interessanten Beitrag zu dem vorliegenden Problem, ohne jedoch die Bedeutung seiner neuen Befunde für die Frage zu diskutieren. In Exp. 3 geht nämlich ein Exephippioweibchen von *Daphnia magna*, nachdem es 2 Subitaneier gebildet hat, die, ohne sich zu entwickeln, im Ovarium zerfallen, zur Dauereibildung über, und ferner: „Am 2. II. ist der Dauerdotter,<sup>1</sup> ohne dass ein Männchen dabei war, in das Ephippium übergetreten. Dieses ist am 10. II. abgeworfen. Im Ovar zeigt sich wieder beginnende Dauereibildung — —“.

Obwohl SCHARFENBERG hier nur von Dauerdotter, nicht von Dauereiern spricht und leider nichts über die weiteren Schicksale dieses Dauerdotters sagt, zeigt doch diese Beobachtung, dass ein mechanisches Hindernis für den Übertritt der Dauereier in das Ephippium nicht vorhanden ist. Das Männchen kann daher nicht die Rolle für dieses angenommene Hindernis spielen, die SCHARFENBERG (1910) ihm zuschreibt.

Punkt 3 erweist sich also nicht einmal bei der von mir vorgeschlagenen Umformulierung als stets stichhaltig.

Punkt 4 ist gleich Punkt 1 bis auf weiteres als völlig sicher anzusehen.

---

Erweiterung der Mündung des Ovidukts erlaubt, geht aus seiner Bemerkung über den »vorherigen Verschluss« hervor, der »durch die Häutung beseitigt« wird (S. 17).

<sup>1</sup> Weshalb SCHARFENBERG hier von »Dauerdotter« spricht, gleich vorher aber von »im Brutraum zerfallenen Jungferneiern«, ist schwer zu verstehen.

Was man also bisher sicher betreffs der Bedeutung der Männchen bei der Gattung *Daphnia* weiss, ist, dass männliche Mitwirkung in der Regel (aber nicht immer) für den Übertritt der Dauereier in die Ephippien notwendig ist.

Ob die Befruchtung im Ovar (oder Ovidukt) stattfindet und demnach in der Regel nur das befruchtete Dauerei in das Ephippium übertreten kann, oder ob das Dauerei (wie WEISMANN meint) in der Regel in das Ephippium unbefruchtet übertritt und die Befruchtung in diesem stattfindet, weiss man dagegen nicht. Auch weiss man nicht, ob ein unbefruchtetes Dauerei, wenn es in das Ephippium übergetreten ist, sich ohne Befruchtung weiterentwickeln kann.<sup>1</sup>

Besonders diese letztere Frage ist von grossem Interesse. Wäre eine solche Entwicklung eines unbefruchteten Dauereies möglich, so liesse sich ja die Einwirkung des Männchens durch einen Reiz der einen oder anderen Art ersetzt denken, der den Übertritt in die Ephippien veranlasste. Weshalb dieser Reiz gerade bei den Spitzbergener Daphnien das Männchen ersetzen sollte, ist dagegen eine andere Frage.

Kann also das Dauerei als entwicklungsmöglich ohne Befruchtung gedacht werden?

Das Dauerei gleichwie das Subitanei geht aus einer 4-Zellengruppe im Ovar hervor, in welcher eine Zelle Eizelle, die übrigen Nährzellen werden. Der Unterschied zwischen ihnen besteht darin, dass nur ein Dauerei aus einer bestimmten 4-Zellengruppe gebildet wird, während die übrigen 4-Zellengruppen von demselben resorbiert werden. Subitanen werden dagegen aus jeder einzelnen 4-Zellengruppe ohne Resorption anderer gebildet. Diejenigen 4-Zellengruppen, die sich zu Subitanen entwickeln, können dagegen Nahrung durch die Epithelzellen des Ovars aufnehmen. Um die Notwendigkeit dieser verschiedenen Eibildungsweisen zu erklären, versucht ISSAKÓVITSCH (1906) die von HERTWIG (1903 usw.) aufgestellte Lehre von der Kernplasmarelation auf den Fortpflanzungszyklus der Daphnien anzuwenden. ISSAKÓVITSCH ist der Ansicht, dass das Vermögen des Ovarsepithels, den 4-Zellengruppen Nahrung zuzuführen, geringer wird, wenn die Daphnien schlecht genährt sind und die Temperatur niedrig ist. Die Kernplasmarelation  $\frac{K}{P}$  wird hierdurch in der Weise gestört, dass K zu gross wird.<sup>2</sup> Um das Gleichgewicht wiederherzustellen, muss also P grösser werden. Dies geschieht bei der Dauereibildung durch Resorption einer grossen Anzahl 4-Zellengruppen.

<sup>1</sup> Wie oben erwähnt, sagt SCHARFENBERG nichts darüber, wie sich der Dauerdotter, der ohne männliche Mitwirkung in das Ephippium abgegeben worden, weiter verhielt.

<sup>2</sup> ISSAKÓVITSCH sagt: »Durch das funktionelle Wachstum ist das K in  $\frac{K}{P}$  grösser geworden«. Viel natürlicher scheint es mir, anzunehmen, dass P zu klein geworden ist.



Ich will nicht näher auf diese Theorie eingehen, die u. a. von STROHL (1908), KEILHACK (1908), WOLTERECK (1911) kritisiert und mit negativem Resultat von SCHARFENBERG (1910) geprüft worden ist. Hier will ich nur betonen, dass nach ISSAKÓVITSCHS Ansicht das Gleichgewicht in der Kernplasmarelation durch die Dauereibildung selbst und nicht durch eine Befruchtung oder Einwirkung des Männchens wiederhergestellt wird.

ISSAKÓVITSCH meint jedoch, dass dieses Dauerei befruchtet werden muss, um sich weiterentwickeln zu können. Weshalb eine solche Befruchtung notwendig sein soll, wenn die Kernplasmarelation jedenfalls wiederhergestellt ist, diskutiert er nicht.

WEISMANN und alle übrigen Forscher sind auch der Ansicht, dass Befruchtung für die Weiterentwicklung der Dauereier notwendig ist. Da Männchen in den meisten Fällen vorkommen, so dürfte auch anzunehmen sein, dass Befruchtung in der Regel stattfindet.

Die Spitzbergener Daphnien bilden da eine Ausnahme von dieser Regel.

Aus der obigen kurzen Übersicht geht hervor, dass man keine genügenden Gründe für das Vorhandensein der Männchen bei der Dauereierbildung der Cladoceren gefunden hat, dass also eine Dauereibildung ohne Männchen, wie die unter den Spitzbergener Daphnien herrschende, theoretisch nicht als erstaunlich anzusehen ist.

Um die Frage der Stellung der Spitzbergener Daphnien im Verhältnis zu der Art im übrigen von einem anderen Gesichtspunkt zu beleuchten, will ich sie kurz mit denjenigen Cladoceren vergleichen, welche rein azyklische Rassen besitzen, z. B. *Hyalodaphnia*, *Daphnia hyalina* u. a. (siehe WESENBERG-LUND, 1908, S. 94). Wie bei den Spitzbergener Daphnien geht die Fortpflanzung bei diesen Rassen rein parthenogenetisch (asexuell) fort. Der Unterschied zwischen ihnen besteht darin, dass die Spitzbergener Daphnien sowohl Subitan- als Dauereier, die übrigen, soviel man weiss, nur Subitaneier bilden.<sup>1</sup>

Was die Parthenogenese betrifft, so soll nach WEISMANN (S. 430) deren Bedeutung darin bestehen, dass sie die Produktion einer grösseren Anzahl ihrerseits produktiver Weibchen in kürzerer Zeit als die sexuelle Fortpflanzung erlaubt. Dass die azyklischen Planktoncladoceren zu reiner Parthenogenese übergegangen sind, beruht dagegen nach WEISMANN (Teil 2, S. 290 u. a.) ganz einfach darauf, dass die sexuelle Fortpflanzung

<sup>1</sup> WESENBERG-LUND (a. a. O., S. 94) ist jedoch der Ansicht, dass ein Teil dieser Subitaneier in biologischer Hinsicht als Dauereier betrachtet werden kann. Er sagt: »The fact seems to be that the subitan-eggs in the females which survive the winter can, at any rate from a biological point of view, almost be considered as resting-eggs«. WESENBERG-LUND hält es nicht einmal für ganz ausgeschlossen, dass sie wirkliche Dauereier sind, und dass also nur die Ephippienbildung weggelassen ist: »One might well imagine that in these pelagic races only the ephippia, being of no use, had disappeared».

(d. h. die Dauereibildung) nicht mehr nötig ist, nach WESENBERG-LUND (1908, S. 96) darauf, dass die Ephippienbildung für reine Planktonformen unzweckmässig ist: "The disappearance of the sexual periods is caused by selection, due to an increased rate of sinking for the individuals carrying the ehippia" usw.

Von diesen Erklärungsversuchen scheint mir der WESENBERG-LUNDS besser zu sein. Gäbe es keinen Faktör, der der geschlechtlichen Fortpflanzung direkt entgegenwirkte, so wäre es ja eigentümlich, dass gerade in grossen Seen, wo die Entwicklung ungestört das ganze Jahr hindurch vor sich gehen kann (also keine Massenproduktion binnen kurzer Zeit notwendig ist), Parthenogenese herrscht. WESENBERG-LUND (1908, S. 94) hebt als weiteren Grund für seine Ansicht unter anderem hervor, dass die Azyklie nur bei ehippienbildenden Arten auftritt.

Ist man nun der Ansicht, dass die Parthenogenese die Bedeutung hat, die WEISMANN ihr zuschreibt — und diese Ansicht dürfte von allen Forschern geteilt sein —, so wird man finden, dass bei den Spitzbergener Daphnien wiederum zwei starke Gründe eben für diese Fortpflanzungsweise vorliegen.

Erstens ist nämlich die Vegetationsperiode sehr kurz — sie dauert ca. 2 Monate — und zweitens bewohnen die Spitzbergener Daphnien in der Regel kleine, mehr oder weniger seichte Gewässer, die teils keine Entwicklung während des Winters zulassen, teils oft während des Sommers austrocknen und auf diese Weise die Entwicklungszeit noch weiter einschränken.

Eine Massenproduktion binnen kurzer Zeit — Parthenogenese — ist daher notwendig. Ebenso notwendig ist die Bildung von Dauereiern, um die Art bei Trockenheit und Frost zu erhalten.

Wie bei den azyklischen Planktoncladoceren Parthenogenese ohne Dauereibildung sowohl möglich als auch theoretisch wohlmotiviert ist, so ist bei den Spitzbergener Daphnien Parthenogenese mit Dauereibildung sowohl möglich als auch notwendig.

Die ökologische Bedeutung dieses Vermögens der Spitzbergener Daphnien, ohne die Gegenwart oder Mitwirkung von Männchen entwicklungsfähige Dauereier zu bilden, geht sehr deutlich aus den Verhältnissen in Tümpel V hervor und ist bei der Schilderung derselben (S. 257) näher diskutiert worden. Dasselbe ermöglicht, kurz gesagt, Dauereibildung während jeden beliebigen Teiles des Generationszyklus (siehe Typ 3 und 4) und erlaubt also eine bedeutend kürzere Vegetationsperiode, als wenn Männchen zur Entwicklung der Dauereier notwendig wären. Männchen treten nämlich nur in gewissen Generationen und Würfen auf, frühestens in dem 1. Wurf der 2. Generation und so früh nur in Ausnahmefällen bei den Daphnien (WOLTERECK, 1911, S. 156). Hierdurch wird es auch erklär-

lich, dass *Daphnia pulex* in dem frühzeitig austrocknenden Tümpel V vorkommen kann, während *Chydorus sphaericus* in demselben fehlt (S. 257).

Man muss, scheint es mir, die Fortpflanzungsweise der Spitzbergener Daphnien als eine Anpassung an die arktischen Verhältnisse und das Leben in seichten Gewässern, d. h. an die kurze und variable Vegetationsperiode betrachten. Bei dem Fortpflanzungstyp, der auf Spitzbergen am gewöhnlichsten ist — Typ 3 —, beginnt nämlich die Dauerei- und Ephippienbildung schon, bevor der 1. Wurf der 2. Generation (dem die eventuellen Männchen frühestens angehören könnten) ausgewachsen ist. Als die Verhältnisse noch extremer arktisch als jetzt waren, ist dieser Typ wahrscheinlich allein herrschend gewesen. Einmal ausgebildet, erlaubt er nun die Modifikationen nach beiden Seiten hin, für welche Typ 1 und 2 einerseits und Typ 4 andererseits Beispiele liefern.

Betrachten wir ferner die Spitzbergener Daphnien in ihrer Gesamtheit, so finden wir, dass die Exephippioweibchen der 1. Generation Dauereier entweder als 1. Wurf (Typ 4), 2. Wurf (Typ 3), 3. oder 4. Wurf (Typ 2 und 1) erzeugen können. Dieses Vermögen, an beliebiger Stelle im Generationszyklus Dauereier zu bilden, stimmt in überraschender Weise mit SCHARFENBERGS (1914) Befund betreffs *Daphnia magna* überein. Er sagt hierüber unter anderem: "Bei *Daphnia magna* kann man zu jeder Zeit ganz nach Belieben in jeder Generation und Brut — — — Jungfern- resp. Dauereibildung erzielen — — —" (S. 33).

Dieses Resultat scheint mir sehr bedeutsam zu sein, wenn es zu entscheiden gilt, wie man sich die Entstehung der Fortpflanzungsweise der Spitzbergener Daphnien zu denken hat. Es ist nämlich meines Erachtens wahrscheinlich, dass sie eben von einer solchen Teichform ausgegangen sind, die zu beliebiger Zeit Dauereier bilden kann, und bei der die Dauereier sogar in die Ephippien ohne männliche Mitwirkung übertreten können.

Man könnte hiergegen einwenden, dass ich meine *Daphnia pulex* mit SCHARFENBERGS Resultaten an *D. pulex* und nicht an *D. magna* hätte vergleichen sollen. Ich antworte darauf, dass ich die Frage rein prinzipiell diskutiert habe und demnach die Vergleiche mit nahestehenden Arten anstellen kann, die sich am besten dazu eignen. Hierzu kommt, dass meines Erachtens SCHARFENBERGS Untersuchungen die biologischen Unterschiede dieser beiden Arten gar nicht klarstellen. Sie veranschaulichen nur die Unterschiede zwischen einer bestimmten Teichrasse von *D. magna* und einer gewissen Seerasse von *D. pulex*. Ich habe meine Teichform von *D. pulex* mit SCHARFENBERGS Teichform von *D. magna* verglichen, weil ich die Übereinstimmung zwischen diesen grösser als zwischen meiner Teichform von *D. pulex* und SCHARFENBERGS Seerform derselben Art gefunden habe.

Weiter unten werde ich zeigen, dass auch das Ephippium meiner



*D. pulex* mit dem Ehippium bei SCHARFENBERGS *D. magna* und nicht, wie man erwarten sollte, mit dem seiner *D. pulex* übereinstimmt.

Zum Vergleich mit der Fortpflanzung der *Daphnia pulex* auf Spitzbergen will ich kurz über die Verhältnisse in anderen Gegenden berichten.

WESENBERG-LUNDS (1894) Untersuchungen auf Grönland zeigen, dass die Art monozyklisch ist mit Dauereibildung gegen Ende des Sommers. Diese Dauereibildung kann schon Anfang August beginnen. Eigentümlicherweise hat WESENBERG-LUND nie Weibchen mit mehr als 1—2 Subitaneiern oder Jungen im Brutraum beobachtet, was im Hinblick auf die Verhältnisse auf Spitzbergen schwer zu verstehen ist. Detaillierte Angaben fehlen. *D. pulex* lebt auf Grönland den Winter über unter dem Eise (S. 140).

BREHMS (1911) und JOHANSSENS (1911) spärliche Angaben bestätigen diese Beobachtungen. JOHANSSENS Arbeit enthält hauptsächlich Angaben betreffs der Gewohnheiten der Art, wie sie sich bei direkten Beobachtungen in der Natur darstellen, und weicht hierin teilweise von dem ab, was ich als Regel auf Spitzbergen gefunden habe.

Ganz neulich hat HABERBOSCH (1916) eine tabellarische Darstellung der Fortpflanzung von *D. pulex* in einigen Gewässern in Westgrönland gegeben. Diese zeigt Dauereibildung am  $20/7$ , während am  $12/8$  ausgewachsene Tiere ganz fehlen und am  $20/8$  wieder Dauereier auftreten. Da ein Aussterben der 1. Generation zu Anfang August wohl kaum wahrscheinlich ist, so ist vermutlich die am  $12/8$  genommene Probe nicht typisch für den ganzen Daphnienbestand bei dieser Gelegenheit (vgl. S. 324). Auch hier dürfte daher Monozyklie herrschen.

Männchen werden in keinen Proben aus Grönland erwähnt.

An der Murmanküste habe ich (OLOFSSON 1917) Ende Juni die 1. Generation mit 8—19 Subitaneiern oder Jungen in den Bruträumen gefunden. Keine jungen Individuen der 2. Generation waren frei. Die Eianzahl wie auf Spitzbergen ziemlich gross.

In den skandinavischen Hochgebirgen ist *D. pulex* nach EKMAN (1904) monozyklisch wenigstens in der Grauweidenregion und Flechtenregion. In der Birkenregion dagegen ist sie polyzyklisch. Von der Eierzahl usw. wird nichts erwähnt.

Keiner der Autoren, die *D. pulex* aus arktischen Gegenden behandeln, berichten etwas von Männchen.

In Mitteleuropa scheint *D. pulex* in Übereinstimmung mit WEISMANN'S Angaben in der Regel dizyklisch zu sein. Hierin stimmen z. B. STINGELIN (1895, 1897), SCHEFFELT (1908) u. a. überein. KEILHACK (1908) gibt an, dass die Art polyzyklisch ist mit "Ehippiumweibchen und -Männchen in fast allen Monaten". LIST (1912) beschreibt eine monozyklische Rasse von *D. pulex* mit Sexualperiode und Maximum September—Dezember. ZSCHOKKE (1892) gibt an, dass die Art in Alpenseen poly-(di)-

zyklisch ist. Nach KLAUSENER (1908 a) besitzt sie im Blutsee Stätzerhorn (2.200 m) nur eine Sexualperiode und ist demnach monozyklisch.

Sowohl in Schweden (LILLJEBORG 1900) als in Mitteleuropa (LIST 1912) lebt *D. pulex* des Winters unter dem Eise.

So gut wie alle Autoren, die *D. pulex* aus diesen Gegenden behandeln, erwähnen das Vorkommen von Männchen.

#### Welche Ursachen entscheiden darüber, ob Subitan- oder Dauereier gebildet werden?

Bei der Beantwortung dieser Frage sehe ich ganz von solchen inneren Faktoren ab wie Chromatinunterschieden, Kernplasmarelation usw., da ich in Übereinstimmung mit MORGAN, HÄCKER (1911) und WOLTERECK (1911) der Ansicht bin, dass man sie "nicht als Geschlechtsursachen, sondern nur als sehr frühe Geschlechtsmerkmale betrachten darf" (WOLTERECK, S. 105).

Ausser den äusseren Faktoren Temperatur und Ernährung berücksichtige ich also nur die Reihenfolge der verschiedenen Generationen und Würfe.

Bei der künftigen Darstellung kann ich die Spitzbergener Daphnien nur mit Formen vergleichen, die im Gegensatz zu diesen ausser Dauereiern auch Männchen produzieren. Ein solcher Vergleich zwischen einerseits der Bildung von Dauereiern, andererseits der sowohl von Männchen als von Dauereiern kann jedoch nicht ohne weiteres als berechtigt angesehen werden trotz folgender Bemerkung des ausgezeichneten Cladocerenforschers WOLTERECK (1911): "Da meine Versuche mir indes für einige Biotypen (Rassen) die Gewissheit verschafften, dass beide Eiarten durch gemeinsame innere oder äussere Ursachen bedingt werden, und dass sie in dieser Ursächlichkeit gemeinsam einen Gegensatz zu der Bildung von Jungfern-♀♀ bilden, so kann ich diese beide Eiquantitäten entweder, wie ich es (1909) getan habe, zusammen behandeln (als sexuelle, genauer "bisexuelle" Eiproduktion), oder ich kann die Bildung der Dauereier unberücksichtigt lassen und nur die Ursachen der ♂♂- und Jungfern-♀♀-Bildung auseinanderzuhalten suchen."

V. SCHARFENBERGS (1914) Untersuchungen haben nämlich gezeigt, dass die Dauereibildung und die Bildung von Männchen keineswegs einander parallel verlaufen oder in derselben Weise von äusseren Faktoren beeinflusst werden.

Diese Resultate v. SCHARFENBERGS sind sehr bedeutungsvoll und dürften eine Nachprüfung der älteren Untersuchungen notwendig machen.

Um die Frage in ihrer Gesamtheit zu beleuchten, ist es indessen vonnöten, zuzusehen, welche Resultate diese älteren Untersuchungen bisher ergeben haben.

WOLTERECK (1911) fasst die Ergebnisse der damals vorliegenden

Untersuchungen auf folgende Weise zusammen. Die Untersuchungen haben gezeigt: "*Erstens* die Verschiedenheit nicht nur der Gattungen und Arten, sondern auch der lokalen Biotypen in bezug auf Sexualität wie auf andere variable Eigenschaften (WOLTERECK 1909). — *Zweitens* die Tatsache, die ich nun unwiderleglich zu beweisen hoffe, dass die Eiqualität von inneren, in gesetzmässigem Rhythmus sich äussernden Faktoren (WEISMANN 1879) abhängt, welche aber ihrerseits von äusseren Einwirkungen in bestimmtem, ebenfalls rhythmisch schwankendem Grade beeinflusst werden können (WOLTERECK und v. SCHARFENBERG 1909—1910). — *Drittens*: Alle diese Einwirkungen scheinen durch die Veränderung der Assimilations-Intensität im Ovarium zu wirken. — Dazu kommt, wie wir unten sehen werden, und in beachtenswerter Übereinstimmung mit Hydatina, *viertens*: Es wird nicht nur das Geschlecht des unter solcher Einwirkung gebildeten Eies bestimmt, sondern es kann zugleich auch das Geschlecht der nächsten Generation festgestellt werden."

Dem widerstreiten jedoch v. SCHARFENBERGS (1914) spätere Untersuchungen, welche zeigen, dass ganz unabhängig von "inneren, in gesetzmässigem Rhythmus sich äussernden Faktoren" äussere Faktoren bei *D. magna* zu beliebiger Zeit Dauereibildung hervorrufen können (siehe oben S. 428). Diese Resultate nähern sich betreffs der engen Abhängigkeit des Fortpflanzungszyklus von äusseren Faktoren den Ansichten ISSAKÓVITSCHS (1906, 1908).

Gilt es zu entscheiden, ob die Dauereibildung von "inneren, in gesetzmässigem Rhythmus sich äussernden Faktoren" abhängig ist, so muss man zwischen den Spitzbergener Daphnien in ihrer Gesamtheit und den eventuell vorhandenen Biotypen unterscheiden.

Was die Spitzbergener Daphnien in ihrer Gesamtheit betrifft, so kann man ohne weiteres die Frage mit Nein beantworten. Wir haben nämlich oben gefunden, dass die Dauereibildung in jeder beliebigen Generation und jedem beliebigen Wurf geschehen kann (siehe S. 417 ff. und 428). Ob bei den etwaigen Biotypen der verschiedenen Lokale ein solcher innerer Rhythmus für jedes besondere Lokal erblich fixiert ist, lässt sich natürlich unmöglich an meinem Material sicher entscheiden. Ein Umstand, in dem möglicherweise eine Stütze hierfür erblickt werden kann, ist der, dass die asexuelle Fortpflanzung (dadurch dass sie Amphimixis unmöglich macht) die Entstehung von Lokalrassen begünstigt (siehe S. 397). Da indessen die Fortpflanzungsverhältnisse auf jedem besonderen Lokal den äusseren Verhältnissen, die während eben der fraglichen Vegetationsperiode herrschen, entsprechen, so erscheint es mir wenig glaublich, dass ein solcher innerer, erblich fixierter Rhythmus die verschiedenen Lokalrassen auszeichnet. Und auch wenn dem so wäre, muss man gleichwohl annehmen, dass die äusseren Verhältnisse in jedem einzelnen Falle den fraglichen Biotyp geschaffen haben (vgl. S. 428). Mei-



nes Erachtens ist jedoch Dauereibildung wie für die Rasse in ihrer Gesamtheit so auch für die verschiedenen Lokalrassen jederzeit möglich (= *D. magna*; v. SCHARFENBERG 1914). Nur hierdurch können sie sich an Lokalen erhalten, die von Jahr zu Jahr höchst beträchtlich in bezug auf rein zufällige Faktoren, Temperatur-, Niederschlags-, Windverhältnisse usw., variieren müssen.

Was die äusseren Faktoren betrifft, so liefern meine Untersuchungen keine Antwort auf die Frage, welchen Einfluss die chemische Beschaffenheit des Wassers auf die Dauereibildung ausübt.

Betreffs der Temperatur werden wir finden, dass diese wenigstens nicht direkt auf die Bildung von Dauereiern einwirken kann. In mehreren Fällen beginnt die Dauereibildung nämlich erst, wenn die Temperatur niedrig oder im Sinken begriffen ist, in anderen Fällen dagegen ist die Dauereibildung in vollem Gange bei hoher und steigender Temperatur. Beispiele für den ersteren Fall liefert Teich XVI, für den letzteren Tümpel V u. a.

Besonders Tümpel V und die Gewässer, wo die Dauereibildung trotz hoher Temperatur ungewöhnlich früh beginnt, z. B. Tümpel VIII, IX, Teich XVII u. a., liefern einen guten Anhaltspunkt für die Beantwortung der Frage. Diesen Gewässern ist nämlich allen ein Zug gemeinsam: sie sind alle in Austrocknung begriffen. Man hat also als sicher anzusehen, dass Austrocknung Dauereibildung hervorruft. Dass die Austrocknung hierbei nicht direkt wirksam ist, ist ja klar. Sie muss ihrerseits Verhältnisse hervorrufen, die auf die Daphnien einwirken. Der Faktor, der da meines Erachtens vor allem Berücksichtigung erheischt, ist der Nahrungsmangel. Rein theoretisch gesehen, muss nämlich Nahrungsmangel eintreten, wenn eine grosse Anzahl Individuen innerhalb eines sehr kleinen Gebiets zusammengebracht werden. Praktisch wird der Nahrungsmangel durch den dunklen Darminhalt bewiesen, den die Daphnien an diesen Lokalen haben.

Die Dauereibildung dürfte also in diesen Fällen durch Nahrungsmangel oder besser durch herabgesetzte Assimilationsintensität verursacht sein (vgl. WOLTERECK oben, S. 431).

Ausser der Nahrungszufuhr wirkt auch die Temperatur auf die Assimilationsintensität ein. Daher finden wir auch, dass Dauereibildung eintritt, wenn gegen das Ende der Vegetationsperiode gleichzeitig mit der Abnahme des Nahrungsvorrats — infolge der grösseren Anzahl Individuen, Arten usw., die dann zur Ausbildung gekommen sind und um die Nahrung konkurrieren — die Temperatur sinkt. Die Temperatur wirkt hier jedoch nur indirekt in Zusammenhang mit der Ernährung ein, sicherlich u. a. auch so, dass die Nährorganismen mit sinkender Temperatur an Zahl abnehmen.

Es will also scheinen, als wenn bei den Spitzbergener Daphnien Subitaneibildung stattfindet, wenn die Assimilationsintensität

hoch ist, und als wenn eine Abnahme der Assimilationsintensität Dauereibildung verursacht, gleichgiltig während welcher Generationen und Würfe diese Abnahme geschieht. Für einen Zusammenhang zwischen der Eequalität und inneren, in gesetzmässigem Rhythmus sich äussernden Faktoren sprechen die Verhältnisse nicht.

EKMAN (1904, S. 92—93) ist der Ansicht, dass ein anderer Faktor als die oben behandelten den Eintritt der Dauereibildung verursacht, nämlich die durchschnittliche Dauer der Zeit, welche der betreffenden Kolonie für ihre Entwicklung freisteht. Er sagt hierüber: "Ebenso erweist sich der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung als von anderen äusseren Einflüssen" (ausser der Temperatur), "wie Verminderung der Wassermasse, zufälliger Eisbelegung usw., nicht direkt abhängig, sondern er beruht nur auf der durchschnittlichen Dauer der Zeit, welche der betreffenden Kolonie für ihre Entwicklung freisteht. Zufolgedessen war im Jahre 1901, wo der Frühling ungewöhnlich früh eintrat, die Dauereibildung in manchen Gewässern schon lange vor dem Ende des Sommers eingetreten, 1903 dagegen, wo der Frühling später kam, hatte in denselben Gewässern die Dauereibildung zu denselben Zeiten noch nicht begonnen."

Abgesehen davon, dass diese Theorie nicht für die Spitzbergener Daphnien zutrifft, die unabhängig von der Dauer der Vegetationsperiode in jedem einzelnen Falle in Übereinstimmung mit den äusseren Verhältnissen reagieren,<sup>1</sup> scheint sie mir keine bestimmte Antwort auf die Frage nach den Ursachen des Eintritts der geschlechtlichen Fortpflanzung zu geben.

Wenn auch niedrige Temperatur, Eisbelegung usw. nicht direkt einwirken — und da diese Faktoren nach EKMAN "zufällig" auftreten, kann man kaum eine unmittelbare Reaktion auf sie erwarten, viel weniger wird man eine solche ohne fortlaufende Beobachtungen während eines bestimmten Zeitraums sicher konstatieren können —, so ist es doch keineswegs ausgeschlossen, dass der Eintritt der geschlechtlichen Fortpflanzung auf anderen durch äussere Verhältnisse geregelten Faktoren, wie z. B. der Assimilationsintensität, beruht. Eine Abnahme dieser letzteren nach einer bestimmten Zeitdauer kann und scheint mir auch darauf zu beruhen, dass die Abnahme der Nährorganismen, wenn nicht langdauernde exzeptionelle Verhältnisse einwirken, erst eine gewisse Zeit nach dem Beginn der Entwicklung eintritt.

Ebensowenig wie man eine unmittelbare Reaktion auf zufällige Veränderungen — die übrigens mittelst EKMANS Untersuchungsmethode nicht

---

<sup>1</sup> Ob für jede Kolonie die Entwicklungszeit Jahr für Jahr unabhängig von den äusseren Verhältnissen gleichlang ist, können meine Untersuchungen natürlich nicht entscheiden, es scheint mir dies aber aus den oben angeführten Gründen nicht wahrscheinlich. Vgl. im übrigen *Macrothrix arctica* (S. 453).



gut sicher konstatiert werden kann — voraussetzen darf, ebensowenig ist es möglich, die Reaktion zu leugnen, die bei langdauernden Veränderungen der äusseren Verhältnisse, z. B. Austrocknung, eintritt, gleichgiltig während welches Teils der Vegetationsperiode diese Veränderungen stattfinden. Wollte man annehmen, dass jedes solche austrocknende Gewässer von einer Kolonie bewohnt wird, deren Entwicklung auf eine ungewöhnlich kurze Zeit beschränkt ist, während in anderen Gewässern die für die Entwicklung verfügbare und notwendige Zeit lang und ebenso bestimmt fixiert ist, so wäre unter anderem die Verbreitung einer Art von einem Gewässer des letzteren Typus nach einem des ersteren Typus unmöglich, und bei Verbreitung in entgegengesetzter Richtung würden in dem letzteren Gewässer zwei Typen mit verschieden langer Entwicklungszeit geschaffen werden, bis Auslese, Amphimixis oder andere Faktoren die erblich fixierten Verschiedenheiten ausgeglichen hätten. Wirkliche Gründe für eine solche Annahme fehlen indessen.

Die Kultur von *Macrothrix arctica*, über die ich weiter unten berichte (S. 450 ff.), zeigt übrigens, dass eine Art, die in der Regel eine sehr kurze Zeit zu ihrer Entwicklung anwendet, wenn die äusseren Verhältnisse es gestatten, eine um ein Vielfaches längere Zeit für denselben Entwicklungsverlauf ausnutzt. Dagegen ist der Entwicklungsverlauf in beiden Fällen der gleiche und demnach für die Art (Rasse, Biotyp) wenigstens bis zu einem gewissen Grade erblich fixiert.

Vor allen zuvor bekannten Typen scheinen mir die Spitzbergener Daphnien betreffs der Dauereibildung und ihrer Abhängigkeit von äusseren und inneren Faktoren der *D. magna* v. SCHARFENBERGS (1914) am nächsten zu kommen. Oben (S. 428) habe ich auch angenommen, dass die Spitzbergener Daphnien eben von einem solchen Typus ausgegangen sind.

#### Häutungen, Ehippienbildung.

Meine Untersuchungen gewähren keine Auskunft über die Frage, wieviele Häutungen die Spitzbergener Daphnien durchmachen, bevor sie fortpflanzungsfähig sind, desgleichen nicht darüber, wie lange Zeit zwischen jeder Häutung während des Wachstums verfliessen. Sie zeigen nur mit recht grosser Wahrscheinlichkeit, dass die Anzahl Häutungen, die der Fortpflanzung vorausgehen, variiert und in der Regel grösser bei der 1., kleiner bei der 2. Generation ist, und ferner grösser, wo die Entwicklung ungestört vor sich gehen darf, kleiner, wo die Fortpflanzung aus dem einen oder anderen Anlass frühzeitig eintritt. Die Verschiedenheit in dieser Beziehung zwischen der 1. und 2. Generation dürfte in der Regel eben darauf beruhen, dass die Fortpflanzung bei der 2. Generation in einem früheren Altersstadium als bei der 1. beginnt.

Was die Häutungen der ausgewachsenen, schon fortpflanzungs-



fähigen Tiere betrifft, so lassen sich sowohl ihre Anzahl und ihr Verlauf als auch die Zeit, die zwischen zwei aufeinander folgenden liegt, in einigen Fällen näher bestimmen.

An den Daphnien in Tümpel V kann man deutlich die Häutungen studieren, die bei den ausgewachsenen Tieren auf die Subitaneierzeugung folgen. Die nachstehende Darstellung, gegründet auf Material von diesem Lokal her, veranschaulicht in Kürze ihren Verlauf.



Fig. 23. *Daphnia pulex* (DE GEER).

Ein ausgewachsenes Individuum von *Daphnia pulex*, das z. B. Subitaneier im Brutraum trägt, hat an der Rückenkontur, auf der Spina und ein Stück vor dieser eine längere oder kürzere Reihe von ziemlich undicht stehenden und recht grossen Dornen. Diese Dorne sitzen paarweise beiderseits von der Mittellinie, so dass im Profil nur eine einfache Dornreihe wahrgenommen werden kann. Die Dorne erstrecken sich nach vorn zu nur über das letzte Drittel des Abstandes zwischen Spina und Fornix, bisweilen etwas weiter. Die Dorne der Spina sowie die Dorne gleich vor dieser in einer bei verschiedenen Individuen stark wechselnden Anzahl sind grösser als die weiter vorn sitzenden (Fig. 23 a).

Ein ephippiientragendes Individuum hat dagegen vom Fornix an eine dichte Reihe von feinen, grösseren und kleineren Dornen, die sich bis zum Hinterrande des Ephippiums hin erstrecken. Hier folgt ein kurzes Stück ohne Dorne, wonach die, wie im ersteren Falle, grösseren und weniger dicht stehenden Dorne der Spina kommen (Fig. 23 b).

Ein Individuum, das vor kurzem das Ephippium abgegeben hat, entbehrt vollständig der Dorne auf der Rückenkontur. Diese ist vollkommen glatt (Fig. 23 c).

Ausser diesen Dornen des Dorsalrandes findet sich an der Hinterkontur der Valveln eine Reihe von Dornen oder Zähnchen, die von der Spina aus sich ungefähr bis zur Mitte des Ventralrandes hin erstrecken. Diese Zähnchenreihe ist verschieden stark ausgebildet in verschiedenen Gewässern. In einigen Fällen (Fig. 23 a) sind die Zähnchen kräftig bis hinauf zur Spina hin, in anderen dagegen dicht an der Spina sehr klein und undeutlich, um weiter unten an Grösse zuzunehmen. Dies was subitaneitragende und jüngere Tiere betrifft.

In Übereinstimmung mit den Dornen des Dorsalrandes verändert sich das Aussehen dieser Zähnchen des Hinterrandes bei der der Ephippienbildung vorausgehenden Häutung in der Weise, dass bei den Individuen, bei denen die Zähnchenreihe vorher kräftig gewesen ist und bis zur Basis der Spina emporgereicht hat, sie nun schwächer wird und erst ein Stück unterhalb dieser beginnt (Fig. 23 b und c). Bei Individuen mit schwächerer Zähnchenreihe wird diese sehr schwach und der Hinterrand eine lange Strecke unterhalb der Spina ganz glatt.

Nach innen von dieser gezähnten oder zahnlosen Hinterkontur findet sich bei allen Individuen auf der Innenseite der Valveln eine Reihe von feinen Härchen, in welcher fein behaarte Borsten befestigt sitzen. Diese Borsten beginnen erst ein Stück unterhalb der Spina, etwas höher hinauf bei den ephippiientragenden als bei den subitaneitragenden und jüngeren Tieren (Fig. 23 a, b, c).

Ausser diesen Unterschieden finden sich noch einige andere, von denen der Unterschied in der Retikulierung der Schale der augenfälligste sein dürfte.

So ist bei dem subitaneitragenden Individuum die Schale mehrenteils kräftig retikuliert mit grossen, viereckigen, reihenweise angeordneten Rauten.

Ein ephippiientragendes Exemplar hat auf dem Ephippium kleinere, sechseckige und gleichsam eingesenkte Rauten oder Gruben.

Bei einem Exemplar, das vor kurzem das Ephippium abgeworfen hat, ist der obere Teil der Schale ohne Rauten, dünn und etwas gefältelt.

Wir können also drei verschiedene Schalentypen unterscheiden, die für verschiedene Entwicklungsstadien charakteristisch sind. *Typ I* (Fig. 23 a), der die subitaneitragenden und jüngeren Tiere vor der der Ehip-

pienbildung vorausgehenden Häutung auszeichnet, ist charakterisiert durch viereckige Retikulierung im oberen Teil der Valveln, kräftige Dorne von der Natur der Spinadorne in dem hinteren Drittel bis der Hälfte des Dorsalrandes, schwächere oder stärkere Zähnenreihe des Hinterrandes, die bis zur Basis der Spina reicht, und eine Borstenreihe, die ziemlich weit unterhalb der Spina beginnt. *Typ II* (Fig. 23 b), der die ehippiientragenden Tiere kennzeichnet, hat sechseckige Gruben oder Rauten in dem oberen Teil der Valveln, feine Dorne am Dorsalrande, die von dicht vor der Spina bis zum Vorderrande des Ephippiums hin reichen, schwächere oder stärkere Zähnenreihe des Hinterrandes, die ein längeres oder kürzeres Stück unterhalb der Basis der Spina beginnt, und eine Borstenreihe, die ziemlich nahe der Spina beginnt. *Typ III* (Fig. 23 c), der die Tiere charakterisiert, welche vor kurzem ein Ephippium abgeworfen haben, unterscheidet sich von *Typ II* durch Abwesenheit einer Retikulierung im oberen Teil der Valveln und dornlosen Dorsalrand.

Bei bevorstehender Häutung kann man unter einer alten Schale von *Typ I* eine neue von *Typ II* wahrnehmen. Entfernt man dagegen ein fertiges Ephippium, so findet man unter diesem eine Schale von *Typ III*. In einem etwas späteren Stadium kann man unter dieser eine neue Schale von *Typ II*, d. h. ein neues Ephippium, beobachten.

Es lässt sich kurz sagen, dass jeder Ephippienbildung eine Häutung vorausgeht. Das Abwerfen des Ephippiums stellt einen Teil einer Häutung dar.<sup>1</sup>

Die grossen, leicht wahrnehmbaren Unterschiede, die zwischen diesen Schalentypen bestehen, ermöglichen es, leicht und mit absoluter Sicherheit zu entscheiden, mit welchen Stadien man es in jedem Einzelfalle zu tun hat.

In Gegensatz zu diesen Häutungen, die der Ephippienbildung vorausgehen oder ihr folgen, bringen die übrigen, früheren Häutungen keine Veränderungen im Aussehen der Schale rücksichtlich der Bewaffnung der Konturen und der Retikulierung der Schale mit sich. Alle früheren Schalen sind von dem ersten Typ, den ich hier bei den subitaneitragenden Weibchen beschrieben habe. Die Schalen sind bei jungen Individuen nur mehr hyalin.

Über die inneren anatomischen Veränderungen, die die Ephippienbildung bei *Daphnia pulex* repräsentieren, berichtet WOLFF (1904, 1905).

<sup>1</sup> Bei der Häutung, von der das Abwerfen des Ephippiums einen Teil ausmacht, wird die äussere Schale selbst in 4 Partien abgeworfen. Eine von diesen ist das Ephippium mit dem Schalenstachel und den langen, Borsten tragenden Innenrändern der Valveln (1) (siehe unten). Eine andere ist die Schale am Fornix und Kopf vor dem Rande, der vom dorsalen Vorderrande des Ephippiums zu den Antennen des zweiten Paares hin verläuft (2). Die dritte und die vierte Partie bestehen aus den Schalen der Valveln ventralwärts vom Ephippium (3 und 4).



WOLFF sagt hier (1905, S. 305—306): „Das Ehippium sitzt — — — und wird daher von der äusseren Chitinlamelle der alten Schale bedeckt.“ Diese Darstellung kann leicht zu der Auffassung verleiten, dass die alte Schale noch vorhanden wäre, wenn das Ehippium gebildet wird, d. h. der Ehippienbildung ginge keine Häutung voraus, sondern das Ehippium würde ganz einfach unter einer alten, bereits fertigen Schale gebildet. Das ist indessen, wie ich oben gezeigt habe, nicht der Fall und kann auch im Hinblick auf die oben geschilderten grossen Verschiedenheiten zwischen gerade den äusseren Schalen der Typen I—II nicht gut möglich sein. Anstatt zu sagen, dass das Ehippium von der alten Schale bedeckt wird, sollte WOLFF, scheint es mir, von der neuen Schale sprechen und diese zu dem Ehippium selbst rechnen.

Über den Zusammenhang der Ehippienbildung mit den Häutungen finden sich bisher keine Angaben in der Literatur (vgl. SMITT 1859, CEDERSTRÖM 1891, LUNDBERG 1895, LUBBOCK, SCOURFIELD 1902 u. a.).

Beim Abwerfen des fertigen Ehippiums geht ausser den Teilen der Valveln, aus denen das Ehippium besteht, auch die Schale der Spina mit. Ausserdem geht der Teil der Innenseite der Schale in der Nähe des Hinter- und Ventralrandes mit, auf welchem die oben erwähnte Reihe von feinen Härchen und behaarten Borsten befestigt sitzt. Dieser Teil bildet so zwei lange, schmale, beborstete Fortsätze von dem Aussehen, wie Fig. 24 *a* und *b* es zeigen. Man hat besonders zu beachten, dass diese Fortsätze nicht aus dem mit Zähnchen versehenen Hinterrande der Schale bestehen, was zu vermuten naheliegt, und was auch bei *Daphnia magna* der Fall ist. Auch bei *Daphnia magna* findet sich jedoch eine Reihe weniger dicht stehender Borsten oder richtiger Dorne auf der Innenseite der Schale, und diese bildet eine innere Dornreihe an den Ehippialfortsätzen. Diese sind also auf beiden Seiten mit Dornen versehen und haben nicht das Aussehen, wie v. SCHARFENBERGS Fig. I (1914) es zeigt. Dagegen ist LILLJEBORGs Figur (1900, Taf. IX, Fig. 2) richtig, obwohl die äussere Dornreihe hier zu schwach gezeichnet ist.

Die Ehippien der Spitzbergener Daphnien weichen also von den bisher beschriebenen Ehippien von *Daphnia pulex* dadurch ab, dass der mit Borsten versehene Rand der Schale ventralwärts von der Spina gerechnet noch am Ehippium sitzt, wenn dieses abgeworfen wird. Die Ehippien bei *Daphnia pulex* sollen dieses Borstenrandes entbehren (LILLJEBORG 1900, Taf. XII, Fig. 13, v. SCHARFENBERG<sup>1</sup> 1914, Fig. II). Hierdurch haken sich die Ehippien leicht zusammen, weshalb man sie in grossen, zusammenhängenden Haufen

<sup>1</sup> v. SCHARFENBERG sagt hierüber (S. 20): »Es sei jedoch noch auf einen vielleicht schon bekannten, aber bisher in der Cladoceren-Literatur noch nicht beschriebenen Unterschied zwischen *Daphnia magna* und *Daphnia pulex* hingewiesen, nämlich auf den Unterschied ihrer Ehippien usw.«. SMITT (1859) und LILLJEBORG (1900) haben jedoch Ehippien dieser beiden Arten beschrieben und abgebildet.

an den Ufern findet. In den Proben hängen auch die Weibchen, die im Begriff stehen, die Ephippien abzuwerfen, in grösseren oder kleineren Klumpen zusammen.

Die Ephippien der Spitzbergener Daphnien stimmen hierin mit den Ephippien von *D. magna* (SMITT 1859, LILLJEBORG 1900, v. SCHARFENBERG 1914) überein, die gleichfalls mit einem langen bedornten Rande versehen sind.

v. SCHARFENBERG (1914, S. 30, 31) stellt einen Vergleich zwischen diesen Ephippientypen von biologischem Gesichtspunkt aus an. Er kommt

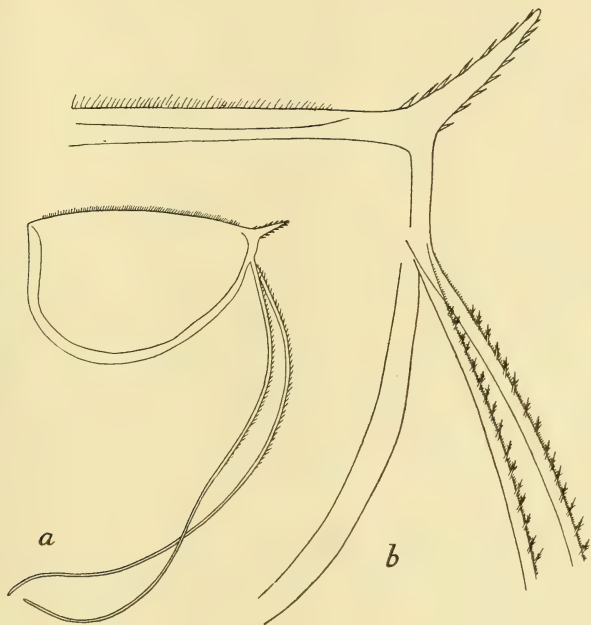


Fig. 24. *Daphnia pulex* (DE GEER).  
a Ephippium. b Hinterende von a, stärker vergrössert.

hierbei zu dem Schlusse, dass jeder der beiden Ephippientypen eine Anpassung an die Lebensweise der Art darstellt. Er sagt: "*D. magna* lebt, wie gesagt, in seichten Gewässern und Tümpeln. Ihre am Boden liegenden, in Klumpen zusammenhängenden Ephippien heften sich an die rauhen Stellen der Beine eines Wassersängers oder Vogels an und werden dann gleich "en masse" verbreitet. Bei der grössere und tiefere Teiche bewohnenden *Daphnia pulex* würde dies nicht möglich sein. Ihre Ephippien schwimmen deshalb an der Oberfläche und haften an jedem, auch dem glattesten Gegenstande an. Ein Wasservogel nun, der aus einem mit Ephippien besäten Teiche auffliegt, wird darum gleich Massen derselben an seinem Körper mitschleppen."

Dass *D. pulex* auf Spitzbergen, die gleich *D. magna* kleine und

seichte Gewässer bewohnt, derartige Ephippien hat, spricht dafür, dass diese Ausgestaltung der Ephippien eine Anpassung an solche Lokale ist. Ob die von v. SCHARFENBERG gegebene Erklärung richtig ist, dürfte dagegen zweifelhaft sein. Meines Erachtens sinken die Ephippien der Spitzbergener Daphnien nicht (= *D. pulex* übrigens). Hierfür spricht u. a. der Umstand, dass man sie in solchen Massen auf die Ufer hinaufgespült und an der Ufervegetation befestigt findet.

Die wesentlichste Bedeutung der Haftorgane scheint mir nicht zu sein, dass sie die Verbreitung der Art nach anderen Gewässern erleichtern. Ich kann es mir schwer vorstellen, dass eine solche Aufgabe ihnen einen überwältigenden Selektionswert im Verhältnis zu dem bei *D. pulex* gewöhnlichen Ephippiientypus verleihen sollte.<sup>1</sup> Ihre Hauptbedeutung scheint mir darin zu liegen, dass sie dadurch, dass sie die Ephippien an oder in der Nähe des Niedrigwasserniveaus (das Abwerfen der Ephippien geschieht stets zu einer solchen Jahreszeit, wo niedriger Wasserstand herrscht) befestigen, verhindern, dass diese bei Hochwasser an Land gespült werden, wo sie bei Rückkehr zu normalem Wasserstande liegen bleiben würden, ohne dass die Dauereier zur Entwicklung kommen könnten. Daher sind solche Haftapparate von besonderer Bedeutung in kleinen und seichten Gewässern, wo der Wasserstand im Laufe des Jahres beträchtlich variiert und am höchsten kurz vor der Zeit ist, wo die Entwicklung beginnt (zur Zeit der Schneeschmelze). Wenn dann ungefähr gleichzeitig damit, dass die Entwicklung beginnt, das Wasser sinkt, ist die Gefahr für durch das Hochwasser an Land gespülte Ephippien, auf dem Trockenen liegen zu bleiben, besonders gross (vgl. S. 272).

Es ist meines Erachtens höchst wahrscheinlich, dass *Daphnia pulex* in dem Reliktsee (siehe S. 369) fehlt, unter anderem weil keine Vegetation in der Nähe des Niedrigwasserniveaus desselben vorhanden war, an welcher die Ephippien sich befestigen können. Dass die Art einmal passiv nach dem See hin verbreitet worden ist (durch Vögel, Wind usw.), dürfte ausser allem Zweifel stehen (vgl. S. 289).

Dass, wie ich oben betont habe, die Spitzbergener Daphnien bezüglich der Fortsätze des Ephippiums von *Daphnia pulex* im übrigen abweichen, während sie mit *D. magna* übereinstimmen, muss das grösste Erstaunen erwecken. Dieser Umstand scheint mir beträchtlich an Be-

<sup>1</sup> Dass der Dornrand für die Verbreitung der Art von Bedeutung ist, wie v. SCHARFENBERG es annimmt, ist ja klar. Da schon der bei *D. pulex* gewöhnliche Ephippiientypus nach v. SCHARFENBERG für die Verbreitung sehr geeignet ist (siehe oben: »Ein Wasservogel nun usw.«), kann eine Veränderung desselben nicht gut durch das Verbreitungsbedürfnis begründet sein. Da die Ephippien bei *D. magna* nach v. SCHARFENBERG sinken, ist es, wenn dieses Merkmal als ursprünglich angesehen werden darf, möglich, dass der Dornrand bei diesen Ephippien für die Verbreitung notwendig ist. Es dürfte jedoch auch hier fraglich sein, ob die Verbreitung die wichtigste Aufgabe des Dornrandes ist.



deutung dadurch zu gewinnen, dass wir oben Anlass gehabt haben anzunehmen, dass *Daphnia pulex* von Spitzbergen auch noch in einer anderen Hinsicht von *D. pulex* im übrigen abweicht, mit *D. magna* aber übereinstimmt. Ich denke hierbei an die Einwirkung äusserer Faktoren auf die Daueréibildung und verweise auf meine obige Darstellung (S. 428) und v. SCHARFENBERGS Abhandlung (1914).

Die Erklärung dieser Übereinstimmungen und Verschiedenheiten kann nur darin liegen, dass meine *D. pulex* gleichwie v. SCHARFENBERGS *D. magna* Teichformen, gebunden an kleine und seichte Gewässer, sind, während v. SCHARFENBERGS *D. pulex* eine Seeform<sup>1</sup> ist, gebunden an grössere, tiefe Gewässer. Dass die Ausbildung des Ephippiums bei *Daphnia pulex* von Spitzbergen als eine Anpassung an kleine und seichte Gewässer betrachtet werden kann, habe ich eben zu zeigen versucht. Dass die Fortpflanzungsweise als eine Anpassung an die arktischen Verhältnisse und das Leben in seichten Gewässern anzusehen ist, habe ich bereits oben S. 427 ff. näher erörtert.

Wie lange Zeit zwischen einer Häutung und einer anderen verstreicht, habe ich im allgemeinen nicht konstatieren können. Nur in ein paar vereinzeltten Fällen ist es möglich, etwas über die Zeit zwischen einigen aufeinanderfolgenden Häutungen auszusagen, und zwar solchen, die das Abwerfen des Ephippiums begleiten und der Ephippienbildung vorausgehen. So z. B. steht die 1. Generation in Teich XVIII am  $\frac{3}{8}$  im Begriff, ihre Ephippien abzuwerfen. Am  $\frac{21}{8}$  sind die neuen Ephippien völlig fertig und sollen offenbar binnen kurzer Zeit abgeworfen werden. Dass eine andere Häutung (bezw. eine andere Ephippienbildung) als die, welche der neuen Ephippienbildung vorausgeht, welche letztere sehr bald auf die Abwerfung des 1. Ephippiums folgen dürfte, nicht während dieser Zeit stattgefunden, beweist unter anderem das Verhalten der Spina (vgl. S. 407). In diesem Falle haben also während 2—3 Wochen zwei Häutungen stattgefunden, und eine dritte steht unmittelbar bevor. Die Temperatur betrug am  $\frac{3}{8}$   $11\frac{1}{2}^{\circ}$ , am  $\frac{21}{8}$   $5^{\circ}$  C. Besonders die letztere niedrige Temperatur dürfte hier den Verlauf verzögert haben.

Während des Wachstums und bei höherer Temperatur gehen die Häutungen bedeutend rascher von statten, und Tümpel V nach zu urteilen, dürfte es wahrscheinlich sein, dass die Daphnien in vereinzeltten Fällen das fortpflanzungsfähige Stadium in kürzerer Zeit als 3 Wochen errei-

---

<sup>1</sup> v. SCHARFENBERGS (1914) Vergleich zwischen diesen beiden Arten ist insofern nicht recht glücklich, als derselbe sich auf die Arten überhaupt bezieht und die vermuteten Artunterschiede mit Hilfe der Naturverhältnisse erklärt, unter denen die Arten in der Regel leben. v. SCHARFENBERGS Vergleich besitzt keine solche allgemeine Tragweite. Er gilt nur für eine bestimmte Teichform von *D. magna* und eine bestimmte Seeform von *D. pulex*, nicht für diese Arten in ihrer Gesamtheit (vgl. oben S. 428—429).

chen und den ganzen Generationszyklus in kürzerer Zeit als 1 Monat abschliessen können.

### Anzahl der Eier.

Die Anzahl Eier, die zusammen einen Wurf bilden, ist, was die Dauereier betrifft, bestimmt fixiert. Nur zwei Dauereier werden gebildet.

Die Anzahl Subitaneier in einem Wurf wechselt dagegen in hohem Grade nicht nur bei verschiedenen Lokalen, sondern auch innerhalb eines und desselben Gewässers. Da ich nur in einigen wenigen Gewässern Weibchen mit Subitaneiern gefunden habe, so bin ich nicht imstande, mit Sicherheit zu entscheiden, welches die Ursachen dieser Variationen sind. Im folgenden will ich jedoch einige Faktoren anführen, die hierbei wahrscheinlich wirksam sind.

Die grösste Anzahl Subitaneier finden wir in Teich XVI. Vereinzelte Individuen haben hier bis zu 36 Subitaneier im Brutraum. Die Eianzahl bei der 1. Generation schwankt hier zwischen 10 und 36. Die Mittelzahl für 11 Individuen war 25 Eier. Bei der 2. Generation habe ich hier nicht mehr als 8 Subitaneier in einem Wurf beobachtet.

Die 1. Generation trägt in Teich XVI ihren 2. Wurf Subitaneier. Ob der 1. Wurf ebenso gross gewesen ist, lässt sich natürlich nicht sicher entscheiden. Die sehr grosse Anzahl Individuen der 2. Generation spricht jedoch dafür, dass auch die 1. Subitaneierzeugung reichlich gewesen ist.

Im Vergleich mit anderen Lokalen (siehe unten) ist die Subitaneibildung hier sehr reichlich. Man dürfte dies auf die ungewöhnlich günstigen Verhältnisse in Teich XVI zurückzuführen haben, die auch in der Grösse der Daphnien und in der Anzahl der Generationen und Würfe zum Ausdruck kommen. Die Grösse der Daphnien ermöglicht wohl schon an und für sich die Bildung einer grösseren Anzahl Subitaneier, und wir können sicherlich hierin eine der Ursachen der geringeren Eianzahl bei der 2. Generation erblicken.

In Teich XVIII, der gleich Teich XVI durch für die Daphnien günstige Verhältnisse ausgezeichnet ist, waren Weibchen mit Subitaneiern sehr selten, als meine Fänge vorgenommen wurden. Die Eianzahl ist auch hier gross bei der 1. Generation, nämlich etwa 20 Stück. Der 2. Generation angehörige Individuen haben eine bedeutend geringere Anzahl Subitaneier, nämlich 5—8, in den Bruträumen. Die Subitaneier repräsentieren, was die 1. Generation betrifft, einen späteren Wurf als in Teich XVI (vgl. die Spezialbehandlung dieser Lokale).

In Tümpel V bildet wie im allgemeinen auf Spitzbergen nur die 1. Generation Subitaneier. Die Verhältnisse sind hier bei weitem nicht so günstig wie in Teich XVI und XVIII. Infolge der frühen Fortpflanzung

(Austrocknung usw., vgl. die Behandlung dieses Lokals) sind die Daphnien kleiner und die Eianzahl gering, variierend zwischen 5 und 7 in dem 1. und einzigen Subitaneiwurf

In See XXI habe ich nur ein paar Weibchen mit einer geringen Anzahl — bis herab zu 2 — Subitaneier beobachtet.

Die Anzahl Subitaneier wechselt also in hohem Grade. Auf den günstigsten Lokalen haben die grössten Individuen der 1. Generation eine Eianzahl, die nur von der Eianzahl der grössten Exemplare der Frühlingsform südlicherer Gegenden übertroffen wird (vgl. LILLJEBORG 1900).<sup>1</sup> Auf weniger günstigen Lokalen und bei der 2. Generation ist die Eianzahl kleiner als bei südlicheren Rassen. Sie ist dagegen in der Regel bedeutend grösser, als WESENBERG-LUND (1894, S. 141) sie für *D. pulex* von Grönland angibt (nur 1–2).

Auch betreffs der Anzahl der Eier finden wir also, dass eine arktische Einförmigkeit durchaus nicht herrscht.

##### 5. *Macrothrix arctica* G. O. SARS.

Aussehen, Grösse, Variation. — Fortpflanzungsverhältnisse, Eianzahl, Ephippienbildung, usw. — Vorkommen, Verbreitung. — Anhang: Kulturversuche.

##### Aussehen, Grösse, Variation.

LILLJEBORG (1900) sieht in *Macrothrix arctica* SARS nur eine luxurierende Varietät von *M. hirsuticornis* NORMAN & BRADY. Er sagt hierüber (S. 347): “— — — bin ich zu dem Schlusse gekommen, dass sowohl die typische Art als die Varietät beträchtlichen Variationen unterworfen sind, und zwar so, dass die am meisten ausgebildeten Formen der typischen Art und die weniger ausgebildeten der luxurierenden Varietät in einander übergehen.“ Die Varietät *arctica* ist ausgezeichnet durch grössere Körperlänge (1–1,2 mm, die Hauptart 0,6–0,96 mm), eine grössere Anzahl beborsteter Einschnitte an A. 1 (7 bzw. 6), Verschiedenheiten bezüglich der Länge der sensitiven Papillen (A. 1) und bei grösseren Exemplaren zahlreichere Dorne zu jeder Seite der Afterfurche. Hierzu kommt, dass bei var. *arctica* der distale Teil der Abdominalborsten viel länger ist als bei der Hauptart, bei der der distale Teil sehr kurz ist.

Wie LILLJEBORG sehr richtig bemerkt, variieren die meisten dieser Merkmale und kann man die Variationen mit der Grösse in Verbindung bringen. Kleine Exemplare (die 2. Generation, siehe unten) von Spitz-

<sup>1</sup> LILLJEBORG gibt für die Frühlingsform 40 Eier oder mehr an. SCHAUSS (1908) hat im Frühling bis zu 86 Eier bei *D. pulex* gefunden (S. 204).



bergen stimmen so ausser bezüglich der Grösse auch betreffs der Anzahl Einschnitte an A. 1 (6) und Dorne am Abdomen mit der Hauptart überein. Einige Exemplare der Hauptart (aus dem Wetteren) zeigen auch betreffs der gegenseitigen Länge der sensitiven Papillen (A. 1) Übereinstimmung mit diesen.

Ich habe jedoch gefunden, dass ein Merkmal konstant die Spitzbergener Form von der Hauptart unterschied, nämlich die grosse Länge des distalen Teils der Abdominalborsten, die sowohl kleine als grosse Spitzbergener Exemplare auszeichnet.

Es scheint mir eine reine Geschmackssache zu sein, ob man die Spitzbergener Form als eine Varietät von *M. hirsuticornis* oder als eine besondere Art betrachten soll. Ich habe es vorgezogen, sie unter einem

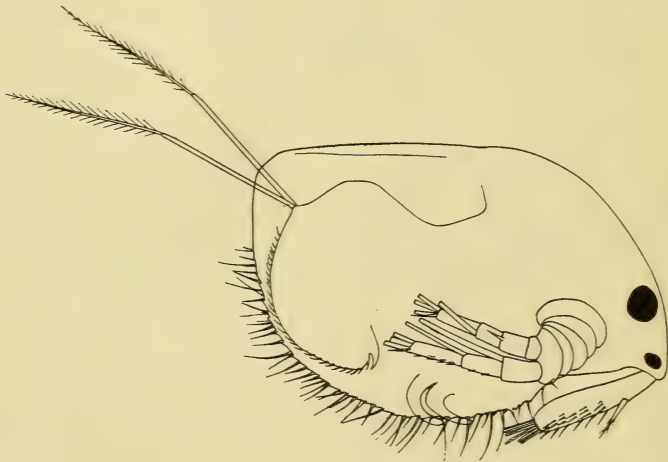


Fig. 25. *Macrothrix arctica* G. O. SARS, ♂.

besonderen Artnamen aufzuführen, erstlich weil sie durch ein konstantes Merkmal von *M. hirsuticornis* unterschieden ist, zweitens weil sie ein von *M. hirsuticornis* wohlverschiedenes Verbreitungsgebiet besitzt, weshalb ein besonderer Artnamen tiergeographisch bezeichnender ist (vgl. LANGHANS 1909), drittens weil der Name auf diese Weise kürzer und bequemer verwendbar wird.

Was das Aussehen von *M. arctica* betrifft, so verweise ich auf LILLJEBORGs (1900) Beschreibung (S. 350—351) und das oben Gesagte.

Da Männchen bisher nicht beschrieben worden sind, gebe ich eine Abbildung eines solchen (Fig. 25).

Bezüglich der Grösse muss man genau zwischen Individuen, die der 1., und solchen, die der 2. Generation angehören, unterscheiden. Die Weibchen der 1. Generation variieren an Grösse zwischen 0,80 und 1,06 mm und sind im Mittel 0,89—0,90 mm lang. Die Weibchen der 2. Ge-

neration erreichen nie eine Grösse über 0,73 mm. Sie variieren zwischen 0,59 und 0,73 mm für ausgewachsene, eitragende Individuen. Die mittlere Grösse ist 0,66–0,67 mm. Sie können also nicht als luxurierend im Verhältnis zu *M. hirsuticornis* angesehen werden, welche letztere nach LILLJEBORG zwischen 0,6 und 0,96 mm variiert. *M. hirsuticornis* erreicht in Mitteleuropa eine Länge von 0,55 mm (HELLICH 1877)—0,56 mm (STINGELIN 1895). Die Männchen variieren zwischen 0,37 und 0,50 mm; Mittel 0,46–0,47 mm. Siehe ferner die Tabellen unter den einzelnen Lokalen.

So grosse Exemplare, wie sie LILLJEBORG von Spitzbergen angibt (1,20 mm), habe ich nie beobachtet.

SARS (1890) gibt die Grösse von *M. arctica* aus dem norwegischen Finmarken zu 1,2 mm an. WESENBERG-LUND (1894) hat auf Grönland 2 mm lange Exemplare von dieser Art gefunden (var. *groenlandica*, siehe unten S. 449–450).

Eine offensichtliche Verschiedenheit bezüglich der Grösse zwischen Tieren von verschiedenen Lokalen oder eine Lokalvariation im übrigen habe ich nicht konstatieren können.

#### Fortpflanzungsverhältnisse, Eianzahl, Ephippienbildung usw.

*Macrothrix arctica* überwintert gleichwie *Daphnia pulex* nur in Form von Ephippien und Dauereiern. Aus diesen überwinternden Dauereiern geht zu Beginn der Vegetationsperiode (um den 1. Juli herum) eine 1. Generation von Weibchen hervor, die, nachdem sie ausgewachsen sind, Subitaneier bilden. Die Subitaneibildung beginnt Mitte Juli oder etwas früher und ist, was diesen 1. Wurf betrifft, in der Regel vor Ende Juli abgeschlossen. Aus den Subitaneiern geht in der zweiten Hälfte des Juli die 2. Generation von Weibchen und Männchen hervor. Nach Befruchtung bilden diese Weibchen direkt Dauereier und Ephippien. Die ersten Dauereier werden bereits Ende Juli angetroffen. Anfang August findet man schon freie Ephippien, die im Laufe des Monats immer gewöhnlicher werden, während die Anzahl der Tiere nach und nach abnimmt.

Während man leicht und sicher diese Verhältnisse konstatieren kann, ist es schwieriger zu entscheiden, was die Weibchen der 1. Generation nach der Bildung des 1. Wurfs Subitaneier tun. Es will indessen scheinen, als wenn wenigstens einzelne Individuen einen 2. Wurf von Subitaneiern bildeten, ausgezeichnet durch eine sehr geringe Anzahl Eier (1). Diese Eier werden jedoch so spät gebildet, dass sie sich sicherlich nicht zu fortpflanzungsfähigen Tieren entwickeln [vgl. Tab. XXIII <sup>21</sup>/<sub>8</sub> (S. 347), XVI <sup>29</sup>/<sub>7</sub> (S. 313)].

Die Weibchen der 1. Generation scheinen in der Regel nach der Bildung des 1. Wurfs Subitaneier zu sterben und nie Dauereier

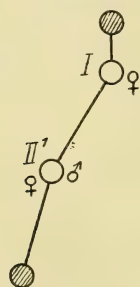
und Ephippien zu bilden. Ich habe in allen von mir untersuchten Proben kein einziges Individuum der 1. Generation mit Dauereiern im Brutraum gefunden. Auch habe ich niemals ein so grosses freies Ephippium beobachtet, dass es einem Tier der 1. Generation hätte angehören können. Sieht man von den ganz vereinzelt Individuen der 1. Generation ab, die zum zweitenmal Subitaneier bilden, so ist die 1. Generation bereits frühzeitig (vor dem 1. Aug.) verschwunden, weshalb man annehmen muss, dass sie unmittelbar nach der Subitaneierzeugung stirbt.

Dieser Umstand würde möglicherweise erklären, weshalb *M. arctica* so unvergleichlich viel seltener ist als *Chydorus sphaericus*, obwohl sie eine bedeutend grössere Anzahl Subitaneier als diese erzeugt (siehe unten).

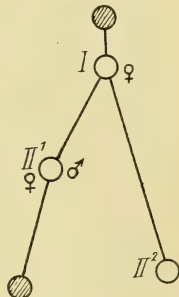
*M. arctica* ist auf Spitzbergen monozyklisch. Die 1. Generation (♀) erzeugt in der Regel einen Wurf Subitaneier und stirbt danach, ohne Dauereier zu bilden. Bisweilen wird ein nur wenige Eier umfassender zweiter Wurf von Subitaneiern erzeugt, aus dem jedoch wahrscheinlich keine fortpflanzungsfähigen Tiere hervorgehen. Die 2. Generation (♀ und ♂) bildet nach Befruchtung Dauereier und Ephippien, welche überwintern.

Schematisch erhält der Fortpflanzungszyklus von *M. arctica* folgendes Aussehen:

Im allgemeinen:



Seltener:



*Macrothrix arctica*.

Was die Eianzahl betrifft, so variiert diese höchst beträchtlich bei verschiedenen Individuen. Die Anzahl der Subitaneier wechselt zwischen 1 und 15 und beträgt im Mittel 5–6 im 1. Wurf. Im 2. Wurf dürfte nicht mehr als 1 Ei vorkommen. Die Anzahl der Dauereier beträgt 1–2 und ist wohl in der Regel geringer (1) bei sehr kleinen Individuen ( $L = 0,57-0,66$  mm), obwohl 2 Dauereier auch bei diesen ( $L = 0,62$  mm) vorkommen können. (Vgl. die einzelnen Lokale.)

LILLJEBORG (1900) gibt die Eianzahl zu 14–15 für *M. arctica* von Spitzbergen, sowie zu 5–8 für dieselbe Form von Vardö an. *M. hir-*



*suticornis* hat nach LILLJEBORG 5—8 Subitaneier. WESENBERG-LUND (1894) und BREHM (1911) geben keine Eianzahl für die grönländischen Formen an.

Die Dauereier unterscheiden sich von den Subitaneiern durch ihre Grösse und ovale Form sowie durch ihre dickere Schale. Die Dauereier (Fig. 26) sind so  $190 \times 140$ ,  $185 \times 135 \mu$ , die kleineren und runderen Subitaneier z. B.  $140 \times 140$ ,  $140 \times 111 \mu$  gross.

Was das Ephippium betrifft, so ist dieses sehr primitiv in Übereinstimmung mit den Ephippien mehrerer anderer Lyncodaphniden (vgl.

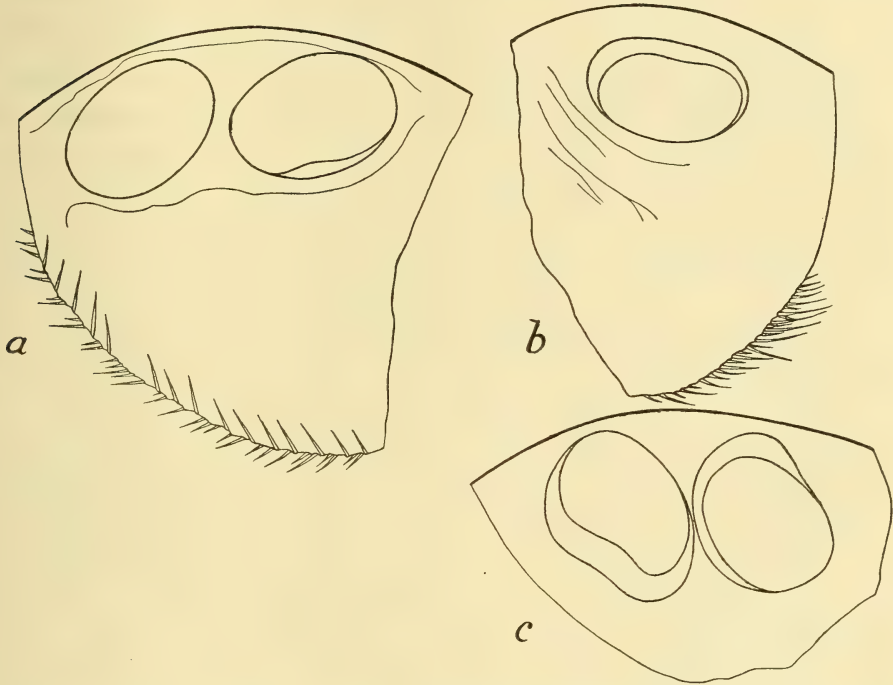


Fig. 26. *Macrothrix arctica* G. O. Sars. Neue und alte Ephippien mit 1—2 Dauereiern.

SCOURFIELD 1902). Die Veränderungen der Schale bei Ephippienbildung bestehen nur darin, dass die Rückenkontur verdickt und verstärkt wird und die Dauereier im Brutraum von einer "packing"-Substanz umgeben werden (vgl. SCOURFIELD, a. a. O.). Beim Abwerfen des Ephippiums lösen sich die ganzen Valveln längs einer dorsal-ventralen Linie (Fig. 26) vom dem Vorderrande der verdickten Rückenlinie ab. Das freie Ephippium besteht also anfangs aus den Valveln in ihrer Gesamtheit (Fig. 26 a, b). Erst später fällt der schwächere ventrale Teil der Valveln fort, und das definitive Ephippium, bestehend aus der verstärkten Rückenlinie und dem dorsalen Teil der Valveln bleibt übrig (Fig. 26 c).

Das Abwerfen des Ehippiums und seine Trennung von dem ventralen Teil der Valveln geschieht nicht längs einer im voraus sichtbaren, bestimmt markierten Schwächelinie. Eine stärkere Färbung des Ehippiums, wie bei *Daphnia pulex* oder *Chydorus sphaericus*, ist nicht zu beobachten.

Die einzige *Macrothrix*-Art, bei welcher Ehippienbildung zuvor bekannt ist, ist *M. rosea*. LILLJEBORG (1900) erwähnt Ehippienbildung bei dieser Art und gibt an, dass die Anzahl der Dauereier zwei beträgt. Dass WEISMANN (1877, S. 128, 129) Ehippienbildung bei *Macrothrix* leugnet, beruht zweifellos darauf, dass er die hier vorkommenden primitiven Ehippien nicht als solche anerkennt (vgl. *Eurycercus lamellatus*, WEISMANN 1877, S. 130: "keine Ehippien", "eine Vorstufe zur eigentlichen Ehippium-Bildung", und SCOURFIELD 1902, S. 220—221).

Nachstehende Tabelle liefert eine Übersicht über die Stadien, die zu einer gewissen Zeit auf den verschiedenen Lokalen vertreten sind.

Gewässer	Datum	1. Generation				2. Generation			
		Juv.	♀ m. Subitan- eiern	♀ m. Em- bryonen	♀ m. Dauer- eiern	♀ juv.	♀ m. Dauer- eiern	♂ juv.	♂ ad.
II	10/7	×	×	—	—	—	—	—	—
V	16/7	×	×	—	—	—	—	—	—
VI	21/7	—	×	×	—	×	—	×	—
VIII	22/7	—	—	×	—	×	—	×	—
VIII	5/8	—	—	—	—	—	×	—	—
IX	22/7	—	×	×	—	×	—	—	—
IX	5/8	—	—	—	—	×	×	×	—
X	5/8	—	—	—	—	×	—	—	—
XVI	29/7	—	×	×	—	×	—	—	—
XVI	29/7	—	×	×	—	×	×	×	×
XVII	31/7	—	—	×	—	×	×	×	×
XIX <sup>1</sup>	3/8	—	—	×	—	×	×	×	×
XX	8/8	—	—	—	—	×	×	×	×
XX	21/8	—	—	—	—	—	×	—	×
XXIII <sup>1 2</sup>	21/8	—	—	×	—	—	×	—	×
XXIV <sup>1</sup>	12/9	—	—	—	—	—	×	—	—

#### Vorkommen, Verbreitung.

*Macrothrix arctica* kommt recht spärlich auf Spitzbergen vor, obwohl sie auf einer grossen Anzahl Lokale gefunden worden ist. Sie ist

<sup>1</sup> = freie Ehippien gewöhnlichst vorkommend.

<sup>2</sup> = ♀ ohne Eier gewöhnlichst vorkommend.

eine ausgesprochene Randvegetationsform, die nur in Ausnahmefällen planktonisch angetroffen wird und nie unter der Fauna des eigentlichen wassergetränkten Moorbodens vorkommt. Hierin stimmt sie mit dem sehr gemeinen *Chydorus sphaericus* überein, und ich schiebe die Diskussion darüber, wie der Charakter als Randvegetationsform auf die Verbreitung einwirkt, bis zur Behandlung dieser gemeiner vorkommenden Art auf.

Da ferner Dauereier erst gebildet werden können, nachdem die 2. Generation ausgewachsen ist, so ist es klar, dass *M. arctica* nur in Gewässern vorkommen kann, wo die 2. Generation das Stadium der Fortpflanzungsfähigkeit erreichen kann.

Gleich *Ch. sphaericus* (siehe unten) fehlt *M. arctica* daher auf dem extrem hocharktischen Gebiet Esmarks Gletscher (Tümpel XIII und XIV) und Erdmanns Tundra (Teich XV), wo zweifellos die Vegetationsperiode zu kurz ist. Der Vegetationsmangel in Tümpel XIII und XIV dürfte genügen, um sie aus diesen auszuschliessen. Ohne Zweifel ist es auch der Vegetationsmangel, der es bewirkt, dass sie in dem Reliktsee und in den Kleinseen XXVII und XXVIII fehlt (vgl. *Ch. sphaericus*). Ausserdem fehlt *M. arctica* in brackigem (XI und XII) und in fliessendem (Proben 122, 123, 124, Teich XVI) Wasser.

Die Verbreitung von *M. arctica* in Mimers Tal (III, IV, V) ist besonders schwer zu erklären. Sie fehlt hier in Teich III und IV, wo man doch, den äusseren Verhältnissen und der Fauna im übrigen nach zu urteilen, ihr Vorkommen erwarten sollte. Dagegen findet sie sich in Tümpel V, wo man in Anbetracht der frühen Austrocknung ihr Nichtvorhandensein vermuten möchte. Ihr Vorkommen in der Randvegetation hier, die bereits am  $16/7$  (wo die 1. Generation von *M. arctica* noch zum grössten Teil aus jungen Individuen und vereinzelt Weibchen mit Subitaneiern besteht) grösstenteils von dem seichten Wasser auf dem Grunde des Teichs getrennt war, beweist, dass *M. arctica* unter feuchter Vegetation ohne freies Wasser leben kann. Dies im Gegensatz zu *Ch. sphaericus* (siehe unten). Dass *M. arctica* in Tümpel V nicht ausstarb, sondern wirklich Ephippien und Dauereier bildete, geht aus der Probe der Randvegetation hervor, die ich dort am  $8/8$  nahm, aus welcher sich dann neue Individuen von *M. arctica* entwickelten (siehe S. 450 ff.).

Ausser auf Spitzbergen kommt *Macrothrix arctica* im norwegischen Finmarken vor (SARS 1890, LILLJEBORG 1900).<sup>1</sup> WESENBERG-LUND (1894) gibt sie auch für Grönland an. Die Grönländer Form, die sich von der Art im übrigen durch einen deutlichen Absatz hinter dem Kopf unterscheidet, ist von LILLJEBORG *M. hirsuticornis* var. *groenlandica* genannt worden. Betrachtet man in Übereinstimmung mit mir *M. arctica* als

<sup>1</sup> Unter den Exemplaren aus dem norwegischen Finmarken (Vardö) in LILLJEBORGs Sammlungen findet sich auch *M. hirsuticornis*.



eine besondere Art, so muss man den Namen der Grönländer Form in *M. arctica* var. *groenlandica* ändern.

BREHM (1911) gibt *M. hirsuticornis* aus Nordostgrönland an, ohne sich über ihre systematische Stellung zu äussern. Wahrscheinlich bezieht sich seine Angabe auf *M. arctica* var. *groenlandica*.

Die nahestehende Art (die Hauptart nach LILLJEBORG) *M. hirsuticornis* ist aus den grossen Seen Wettern und Mälaren in Schweden (LILLJEBORG), aus dem nördlichen Norwegen (SARS 1890), Böhmen (HELLICH 1877), Ungarn (DADAY 1888), Schweiz (STINGELIN 1895), Deutschland (THALLWITZ 1903), England (NORMAN und BRADY 1867), Frankreich, Spanien (RICHARD 1892), Algier und Syrien, Kaukasien (RICHARD 1894) (hauptsächlich nach LILLJEBORG 1900) sowie Südgeorgien und den Falklandsinseln (EKMANN 1905) bekannt.

Im Gegensatz zu LILLJEBORG (S. 348) ist WEIGOLD (1910, S. 9) der Ansicht, dass *M. hirsuticornis* „keineswegs ein spezifisches Gebirgstier, als das sie früher hingestellt wurde“, ist.

Die Gattung *Macrothrix* besteht im übrigen aus 28 Arten, „die hauptsächlich in Süd-Amerika (14!) und Asien (11!) leben. In Europa kommen bloss 5 Formen vor“ (STINGELIN 1905, S. 537). Hierbei wird offenbar *M. arctica* als eine besondere Art gerechnet.

#### Anhang: Kulturversuche.

Um Dauerstadien von *Daphnia pulex* zu erhalten und nach der Heimkehr diese in Kulturen zu halten, nahm ich am  $\frac{8}{8}$  1910 Proben von Moos aus der Randvegetation und Bodenschlamm aus Tümpel V, der damals vollständig ausgetrocknet war. Die Randvegetation wie auch der Boden in der Mitte des Teiches waren jedoch stark feucht.

Diese Proben wurden ohne Zusatz von Konservierungsmitteln getrocknet und am  $\frac{28}{11}$  1911 in Glasbüchsen mit Wasserleitungswasser gelegt, dessen Temperatur bei dieser Gelegenheit  $6\frac{1}{4}^{\circ}$  C. betrug. Die Büchsen wurden in ein Fenster des Kellergeschosses des Zoologischen Instituts gestellt, wo die Temperatur ständig niedrig war. Während des Winters war das Wasser in den Büchsen zeitweise gefroren, während des Sommers stieg seine Temperatur nicht oder nur unbedeutend über  $15^{\circ}$  C.

Da es sich später zeigte, dass keine Daphnien aus den Ephippien hervorgingen, und ich durch andere Arbeiten, Reisen usw. verhindert war, die Kulturen zu verfolgen, so blieben diese bis zum  $\frac{18}{7}$  1912 stehen, ohne näher untersucht zu werden.

Die Büchse, die die aus der Randvegetation entnommene Moosprobe enthielt, erwies sich nun als eine ziemlich grosse Anzahl Exemplare von *Macrothrix arctica* enthaltend. Man sah diese teils frei im Wasser um-

herschwimmen, teils sich an den Seiten des Gefässes hin bewegen, teils mit dem Haftorgan am Nacken an den Gefässwänden befestigt sitzen. Auch zwischen und auf der Moosvegetation sah man zahlreiche Exemplare.

Alle Individuen, die bei dieser Gelegenheit untersucht wurden, waren kleine Weibchen (ca. 0,60 mm lang), teils ohne Eier in Ovarien und Bruträumen und mit gewöhnlicher Schale, teils mit zur Ephippienbildung verstärkter Rückenkontur und Dauereiern im Brutraum oder Dauereimasse in den Ovarien. Grössere Weibchen oder Weibchen mit Subitaneiern oder Embryonen in den Bruträumen wurden nicht beobachtet.

In Übereinstimmung mit den Verhältnissen auf Spitzbergen dürfte es wahrscheinlich sein, dass diese kleinen Weibchen die 2. Generation

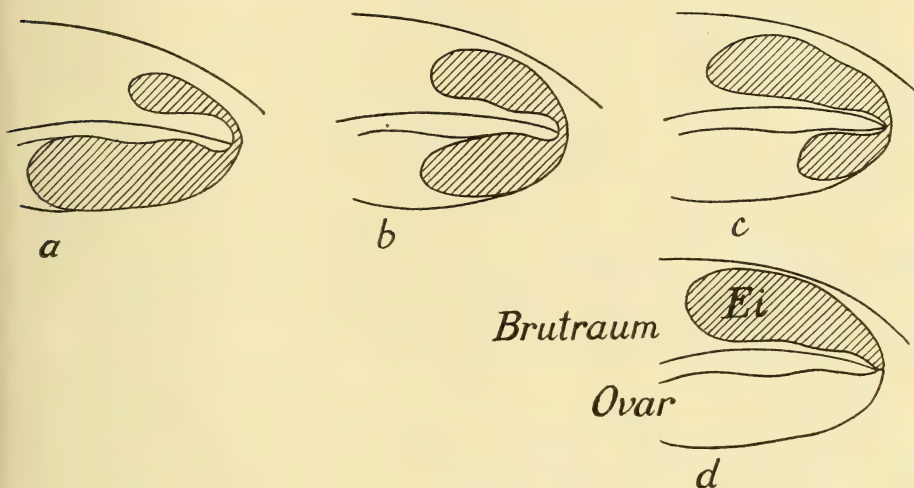


Fig. 27.

darstellen, die im Begriff steht, Dauereier zu bilden, oder dies bald tun wird. Die 1. Generation ist (zum grösseren Teil) schon gestorben. Männchen sind sicherlich vorhanden, obwohl ich bei der fraglichen Gelegenheit keine beobachtete. Nicht ausgewachsene freie Individuen waren zahlreich vorhanden.

Bei einem von diesen Weibchen (Grösse  $0,63 \times 0,41$  mm) hatte ich Gelegenheit, den Übertritt der Dauereimasse aus dem Ovarium in den Brutraum zu beobachten. Das Tier lag frei im Wasser auf einem Deckgläschen unter dem Mikroskop. Der Ovarialinhalt war braun-rotbraun. Der Übertritt geschah von der hinteren, oberen Ecke des Ovariums aus in einem gleichmässigen Strom unter einer ständigen, pumpenden Bewegung und ging ziemlich rasch vor sich. Fig. 27 a-d veranschaulichen den Verlauf.

Ein Männchen war bei dem Übertritt nicht zugegen. Ferner ist zu bemerken, dass der Darminhalt des Tieres hellgelb und reichlich war.

Am  $17/9$  1912 wurde diese Büchse von neuem untersucht. Die Temperatur des Wassers betrug bei dieser Gelegenheit  $15^{\circ}$  C. Auch jetzt wurden nur kleine Weibchen (Länge 0,56—0,65 mm, Höhe 0,39—0,46 mm) beobachtet, von denen einige Ephippien mit 2 Dauereiern, andere Ephippien und Dauereimasse in den Ovarien, andere wieder leere Ovarien und die Schale ohne Andeutung von Ephippienbildung hatten. Darminhalt hellgelb, reichlich. Schalen hyalin, höckerig oder fein retikuliert.

Ich halte es für wahrscheinlich, dass wir hier andere Exemplare derselben Generation vor uns haben, die am  $18/7$  in ungefähr dem gleichen Stadium wie die ältesten Exemplare bei dieser Gelegenheit vorlag.

Die Büchse wurde das nächste Mal erst am  $16/12$  1912, also 3 Monate später, untersucht. Bei dieser Gelegenheit waren freie Ephippien mit der Regel nach 2 Dauereiern gewöhnlich. Ausserdem fanden sich auch jetzt kleine Weibchen (0,60—0,70 mm) mit Ephippien und Dauereiern. Ein grosses Weibchen ohne Ephippien oder Eier wurde gleichfalls beobachtet.

Dem Umstande, dass ich auch bei dieser Gelegenheit kein Männchen sah, darf keine grössere Bedeutung beigemessen werden, da ganz natürlich die grössten, am besten sichtbaren Tiere, d. h. Weibchen, am leichtesten zu fangen waren.

Eine spätere Untersuchung des Inhaltes der Büchse wurde nicht vorgenommen.

Während der ganzen Zeit, welche die Untersuchung umfasst, wurde kein neues Wasser zugefüllt. Das Moos hatte am  $18/7$  neue Sprosse gebildet und trug nebst recht zahlreichen grünen Fadenalgen, Desmidiaceen, Bacillariaceen u. a. dazu bei, das Wasser frisch zu erhalten. Besonders gegen das Ende der Untersuchungszeit hin entwickelte sich die Fadenalgenvegetation unerhört. Ausser *Macrothrix* fanden sich in der Büchse Ostracoden, Rotatorien, Nematoden und Protozoen.

Obwohl diese Untersuchung aus Gründen, die ich oben angeführt habe, sehr unvollständig blieb, bietet sie doch verschiedenes von Interesse dar.

Das Bemerkenswerteste scheint mir zu sein, dass während der Zeit  $18/7$ — $16/12$  keine Exemplare mit Subitaneiern beobachtet werden konnten, und dass das einzige grosse Weibchen, das beobachtet wurde, keine Zeichen von Ephippien- und Dauereibildung aufwies.

Die Übereinstimmung in dieser Beziehung mit den Verhältnissen auf Spitzbergen nach der Zeit, wo die Subitaneierzeugung abgeschlossen ist, ist so augenfällig, dass man meines Erachtens berechtigt ist, die



Verhältnisse hier in gleicher Weise zu deuten. Eine andere Deutung ist übrigens nicht möglich.

Der Entwicklungsverlauf in der Büchse wäre danach folgender gewesen:

Aus den eingetrockneten Dauereiern geht zu einer Zeit während des Winters oder Frühlings 1912 eine 1. Generation von Weibchen hervor, die einen oder mehrere Würfe Subitaneier erzeugt, worauf sie später im Sommer zum allergrössten Teil ausstirbt. Aus diesen Subitaneiern geht die 2. Generation hervor, die wir am  $18/7$  als junge Individuen und kleine Weibchen, die im Begriff stehen, Dauereier zu bilden, vorfinden. Keine derartigen kleinen Weibchen erzeugen Subitaneier, obgleich sowohl Temperatur als Ernährungsverhältnisse als günstig angesehen werden müssen. Während des übrigen Teils der Vegetationsperiode fährt diese Dauereibildung fort, ohne dass ein einziges Mal Weibchen mit Subitaneiern beobachtet werden können. Da ganze 3 Monate zwischen den beiden letzten Untersuchungen lagen, so wäre indessen möglich, dass eine solche Subitaneibildung der Beobachtung entgangen wäre. Hiergegen spricht jedoch, dass bei der letzten Untersuchung so zahlreiche freie Ephippien vorhanden waren, welcher Umstand beweist, dass die Dauereibildung unterdessen fortgegangen ist, sowie dass keine jungen Individuen beobachtet wurden, was zweifellos der Fall gewesen wäre, wenn solche in beträchtlicherer Anzahl erzeugt worden wären.

Dass keine freien Ephippien am  $18/7$  gefunden wurden, beweist ferner, dass die 1. Generation keine Dauereier gebildet hatte, bevor sie der Hauptsache nach ausstarb.

Das grosse Weibchen, das am  $16/12$  beobachtet wurde, dürfte dagegen der 1. Generation angehören und kann möglicherweise einen späteren schwachen Subitaneiwurf gebildet haben, da ein Junges oder einige wenige Junge ja leicht der Aufmerksamkeit haben entgehen können.

Die Untersuchung scheint mir als Resultat zu ergeben, dass die 1. Generation von *M. arctica* ausstirbt, ohne Dauereier zu bilden, und dass die 2. Generation unmittelbar Dauereier ohne vorhergehende Subitaneibildung erzeugt, obwohl die äusseren Verhältnisse keineswegs diesen Entwicklungsverlauf zu begründen vermögen. Unabhängig von den äusseren Verhältnissen fährt also der auf Spitzbergen gewöhnliche Entwicklungsverlauf fort, auch nachdem diese Verhältnisse eine höchst beträchtliche Änderung erfahren haben. Der Generationszyklus muss also bei *M. arctica* von Spitzbergen als bis zu einem gewissen Grade erblich fixiert angesehen werden, so dass er nicht durch eine Änderung der äusseren Verhältnisse wenigstens während der zwei ersten Generationen, die aus den unter normalen Verhältnissen erzeugten Dauereiern hervorgehen, beeinflusst wird.

Diesem Resultat darf nicht zu grosse Bedeutung beigemessen werden, wenn es gilt, die Einwirkung äusserer Verhältnisse auf den Genera-

tionszyklus überhaupt oder die Abhängigkeit desselben von inneren, erblich fixierten Momenten zu entscheiden. Ebensowenig wie die Resultate anderer, weit sorgfältigerer und wichtigerer Untersuchungen kann unser Resultat hier generalisiert werden. Es zeigt nur, dass unter diesen besonderen Verhältnissen eine gewisse Form oder ein gewisser Biotyp ein paar Generationen hindurch trotz geänderter Verhältnisse seinen alten Generationszyklus unverändert beibehält. Dieser Generationszyklus muss demnach hier als bis zu einem gewissen Grade und für eine gewisse Zeit erblich fixiert angesehen werden.

Es würde ja auch in diesem Falle eigentümlich sein, wenn der fragliche Biotyp, der Tausende von Generationen hindurch durch die äusseren Verhältnisse zu einem gewissen Generationszyklus gezwungen worden ist, in dem Grade labil wäre, dass er, sobald diese Verhältnisse sich ändern, sofort auf die Veränderungen reagierte.

Betreffs *Daphnia pulex* liegt die Sache ganz anders. Schon die grosse Verschiedenheit, die zwischen den Populationen verschiedener Lokale herrscht, deutet auf eine grössere Labilität und ein grösseres Anpassungsvermögen bei der Spitzbergener Form dieser Art, was natürlich nicht hindert, dass bis zu einem gewissen Grad erblich fixierte Biotypen vorhanden sein können<sup>1</sup> (vgl. oben S. 431—432).

## 6. *Chydorus sphaericus* (O. F. MÜLLER).

Aussehen, Variation und Wachstum. — Fortpflanzungsverhältnisse, Ehippienbildung usw. — Vorkommen.

### Aussehen, Variation und Wachstum.

Um sicherer feststellen zu können, welche Variationen im Aussehen eventuell bei *Ch. sphaericus* vorkommen können, hatte ich anfangs beabsichtigt, eine grössere Anzahl Exemplare von jedem Lokal zu messen. Die Messungen, die ich so zunächst vornahm, zeigten indessen, dass die vorhandene Variation so unbedeutend und so regellos war, dass ich es für unnötig erachtete, die Messungen fortzusetzen. Im vorhergehenden habe ich daher nur in ein paar Fällen kurze Tabellen über Länge und Höhe sowie den Abstand des Nebenauges vom Auge und von der Spitze des Rostrums geliefert und gleichzeitig den Fortpflanzungszustand der gemessenen Exemplare angegeben. Diese Tabellen (S. 215, 234, 236, 356) sind typisch auch für die Verhältnisse auf anderen Lokalen.

<sup>1</sup> Leider bin ich trotz wiederholter Versuche, Ehippienmaterial von Spitzbergen zu erhalten, nicht in der Lage gewesen, experimentell diese Frage zu prüfen.

Die Tabellen zeigen, dass man in Übereinstimmung mit STINGELIN (1895) zwei Typen unterscheiden kann, von denen der eine (STINGELINS Typ A) kugelig ist mit fast gleichgrosser oder grösserer Höhe als Länge, der andere (STINGELINS Typ B) oval mit bedeutend geringerer Höhe als Länge. Zwischen diesen zwei Typen finden sich alle Übergänge. Jeder der beiden Typen kann in jeder beliebigen Grössengruppe der ausgewachsenen Tiere auftreten. Exemplare sowohl von Typ A als von Typ B können sowohl Subitaneier als auch Embryonen und Dauereier haben. Man kann daher nicht die beiden Typen mit dem Wachstum oder der Erzeugung der einen oder anderen Art Eier in Zusammenhang setzen. Auch lässt sich kein bestimmter Zusammenhang zwischen den Typen einerseits und den Generationen andererseits konstatieren.

Betrachtet man die Tabelle Probe 32 (S. 234), so sieht es jedoch aus, als zeige das Auftreten der Typen eine gewisse Regelmässigkeit. Bei den grössten Exemplaren ist nämlich Typ B vorherrschend, bei den kleinsten Typ A. Es läge nun nahe, anzunehmen, dass die kleineren (kürzeren) Exemplare in der Regel höher wären, und als Ursache hiervon das Bedürfnis eines gleichgrossen Brutraums sowohl bei kleinen als bei grossen Individuen anzusehen, da eine gleichgrosse Anzahl Subitaneier bei jedem Individuum erzeugt wird. Ist die Länge des Tieres gross, so ist der Brutraum hinreichend, auch wenn die Höhe gering ist, ist die Länge gering, so ist dagegen eine grössere Höhe notwendig, damit das Volumen des Brutraumes gleichgross werde. In Übereinstimmung hiermit muss die 2. Generation, die eine geringere Anzahl Eier erzeugt (siehe unten), dem Typ B angehören. Desgleichen muss Typ B auf Lokalen vorherrschen, wo *Ch. sphaericus* gross ist. Andererseits würde sich durch diesen Zusammenhang erklären, weshalb Typ A am gewöhnlichsten auf Spitzbergen ist. *Ch. sphaericus* ist nämlich hier in der Regel verhältnismässig klein.

Prüft man nun diese Theorie, so findet man zunächst, dass schon in Tab. Probe 32 mehrere Individuen diesen Annahmen widerstreiten. Das grösste gehört nämlich Typ A an, während eines von den kleinsten (35,5×30)<sup>1</sup> Typ B angehört. Betrachtet man ferner Tab. Probe 173 (S. 236) und Tab. Tümpel II (S. 215), so wird man finden, dass Typ A sowohl unter grossen als unter kleinen Individuen vorherrschend ist. Typ B tritt hier vollkommen regellos auf. Dasselbe gilt für Tab. Probe 216 (S. 356), wo *Ch. sphaericus* ungewöhnlich gross ist. Typ A bildet auch hier die Regel, obwohl auch Typ B auftreten kann und zwar sowohl bei grossen (46×36) als bei kleinen (39×32) Exemplaren. Als Gegensatz zu diesen kann ich ein grosses (45×45) und ein kleines (35×36) Exemplar von Typ A aus derselben Tabelle anführen.

<sup>1</sup> Masse in  $\frac{1}{100}$  mm.



Die obige Theorie hält also nicht stich. Die Variationen im Typ sind, wie man sieht, so regellos, dass eine Theorie, die sie erklärte, meines Erachtens nicht aufgestellt werden kann.

KEILHACK (1905) hat gefunden, dass *Ch. sphaericus* grösser und verhältnismässig höher im Frühling als später im Jahre ist. Er würde sich also im Frühling dem Typ A nähern. Auf Spitzbergen tut *Ch. sphaericus* dies nicht. Was die Grösse betrifft, so scheint es, als wenn die 1. Generation grösser als die 2. wäre, und als wenn die 1. Generation auch nach der Subitaneibildung fortwüchse. Dies in Übereinstimmung mit *Daphnia pulex* (siehe oben). Man findet nämlich die grössten Exemplare zu Ende der Vegetationsperiode, und diese gehören der 1. Generation an.

WESENBERG-LUND (1904) erwähnt, dass junge Exemplare niedriger sind, was auch auf Spitzbergen der Fall ist. Oben bin ich hierauf nicht eingegangen, da der Vergleich nur ausgewachsene Tiere betroffen hat.

Bei einem Vergleich mit südlicheren Gegenden hat man übrigens zu beachten, dass diejenigen Individuen, die im Frühling geboren werden, bis zum Ende der Vegetationsperiode leben.

Die Grösse schwankt im allgemeinen zwischen 0,32 und 0,41 mm für Weibchen und etwa 0,30 und 0,32 mm für Männchen. Hiervon weicht jedoch Tümpel XXVI ab, in welchem *Ch. sphaericus* eine Grösse von 0,47 mm ♀ und 0,35 mm ♂ erreicht.

Nach LILLJEBORG (1900) beträgt die Grösse 0,32–0,5 mm ♀, 0,3–0,36 mm ♂. HELLICH (1877) gibt 0,43 mm ♀, STINGELIN (1895) 0,30–0,50 mm ♀, KEILHACK (1905) 0,3–0,4 mm ♀ an. Selbst habe ich an der Murmanküste (1917) die Länge ungefähr 0,40 mm ♀ gefunden.

Diese Beispiele zeigen, dass *Ch. sphaericus* auf Spitzbergen nicht völlig dieselbe Grösse wie in südlicheren Gegenden erreicht, aber auch nicht kleiner ist, als es für die Art im übrigen normal ist.

*Chydorus sphaericus* ist auf Spitzbergen ferner dadurch ausgezeichnet, dass die Schale stets mehr oder weniger deutlich retikuliert und dunkel gelbbraun bis rotbraun gefärbt ist. Besonders in dem unteren, hinteren Teil der Valveln tritt die Retikulierung stark hervor. Die Rauten sind stets mehr oder weniger stark punktiert. Formen mit fein striierten Rauten [= *Ch. punctatus* HELLICH (1877)] oder Gruben in den Rauten [= *Ch. calatus* SCHOEDLER (1859)], wie sie EKMAN (1904) von den schwedischen Hochgebirgen angibt, kommen nicht vor.

Betreffs der Verschiedenheit zwischen Weibchen und Männchen stimmen meine Exemplare vollständig mit LILLJEBORGS (1900) Angaben überein.

Bezüglich dieser Merkmale ist keine Lokalvariation zu beobachten, ebensowenig wie vorher betreffs des Vorkommens von Typ A und B. Eine Lokalvariation ist auch nicht zu erwarten, da infolge der sexuellen Fortpflanzung und der leichten Verbreitungsmöglichkeiten

(Ehippien, siehe unten) Amphimixis in grosser Ausdehnung stattfinden muss.

Was die verschiedenen Generationen betrifft, so dürfte die 2. Generation im grossen und ganzen kleiner sein als die 1. Die Variation der Grösse innerhalb jeder Generation ist jedoch so bedeutend, dass es nicht möglich ist, mit Hilfe der Grösse sie auseinanderzuhalten. Nur mit Hilfe der Jahreszeit und der biologischen Verhältnisse des Lokals überhaupt kann man wenigstens in gewissen Fällen sicher entscheiden, mit welcher Generation man es zu tun hat.

### Fortpflanzungsverhältnisse, Ehippienbildung usw.

Die Fortpflanzungsverhältnisse von *Chydorus sphericus* sind auf Spitzbergen im allgemeinen sehr einfach und leicht zu konstatieren.

Aus den überwinternden Ehippien beginnt um den 1. Juli herum eine 1. Generation hervorzugehen, die ausschliesslich aus Weibchen besteht. Um den 15. Juli herum ist diese 1. Generation in ihrer Gesamtheit fortpflanzungsfähig und hat Subitaneier erzeugt. Die Subitaneier sind stets zwei an Zahl. In der zweiten Hälfte des Juli beginnt die aus den Subitaneiern hervorgegangene 2. Generation frei zu werden. Noch Anfang August finden sich jedoch recht gewöhnlich Individuen der 2. Generation als Embryonen in den Bruträumen der 1. Generation. Die 2. Generation besteht sowohl aus Weibchen als aus Männchen, von denen besonders die Männchen in einigen Fällen (z. B. Teich XVIII <sup>3</sup>/<sub>8</sub>, Teich XX <sup>21</sup>/<sub>8</sub>) sehr zahlreich sein können. Die Männchen werden früher fortpflanzungsfähig als die Weibchen. Nach Befruchtung geht hierauf die 1. Generation, ohne einen weiteren Wurf Subitaneier zu erzeugen, zur Dauereibildung über. Die Dauereier können schon in der zweiten Hälfte des Juli (den 21.—22.) auftreten. Die 2. Generation bildet nach Befruchtung direkt Dauereier, je nachdem sie das Stadium der vollen Ausbildung erreicht. Dauereier hat jedes Weibchen stets eins. Nachdem das Dauerei in den Brutraum übergetreten, wandelt sich die Schale allmählich zu einem Ehippium um, das nebst dem Ei abgeworfen wird. Schon Mitte August findet man derartige abgeworfene freie Ehippien. Ob jedes Weibchen Dauereier mehr als einmal bildet, ist mir nicht möglich gewesen zu entscheiden, da man nicht wie bei *Daphnia pulex* ein Weibchen, das im Begriff steht, die Dauereibildung zu beginnen, von einem, das bereits das Ehippium abgeworfen hat, unterscheiden kann. Zu Ende der Vegetationsperiode stirbt *Ch. sphericus* ganz aus. Nur Ehippien mit Dauereiern überwintern.

Die ganze Entwicklung von dem überwinternden Ehippium bis zum abgeworfenen neuen Ehippium nimmt ungefähr 1 <sup>1</sup>/<sub>2</sub> Monate in Anspruch. Da die Ehippienbildung in einigen Fällen schon 3—4 Wochen

nach dem Beginn der Entwicklung einsetzt, kann jedoch, wenn erforderlich (infolge Austrocknung usw.), die ganze Entwicklung in kürzerer Zeit, z. B. 1—1  $\frac{1}{4}$  Monaten, vor sich gehen. Hierbei ist jedoch zu beachten, dass nicht die arktischen Verhältnisse an und für sich, sondern ein von den arktischen Verhältnissen unabhängiger Faktor, nämlich die Austrocknung, diese weitere Verkürzung der Entwicklungszeit bewirkt.

Die Mindestzeit für die Entwicklung wird im Gegensatz zu dem Verhältnis bei *Daphnia pulex* dadurch geregelt, dass Männchen, d. h. eine ausgewachsene 2. Generation, für die Dauereibildung notwendig sind. Geschieht die Austrocknung so frühzeitig, dass Männchen nicht haben gebildet werden können, so kann daher *Ch. sphaericus* in dem fraglichen Gewässer nicht leben.

*Chydorus sphaericus* ist also auf Spitzbergen monozyklisch. Die aus den Dauereiern hervorgegangene 1. Generation von Weibchen erzeugt zuerst einen Wurf Subitaneier (die 2. Generation) und bildet dann nach Befruchtung Dauereier (1). Die 2. Generation, die aus Weibchen und Männchen besteht, bildet nach Befruchtung direkt Dauereier (1). Der ganze Entwicklungsverlauf beansprucht in der Regel eine Zeit von 1  $\frac{1}{2}$ —2 Monaten.

Vergleicht man hiermit die Verhältnisse in anderen arktischen Gegenden, so findet man Folgendes.

WESENBERG-LUND (1894) hat auf Grönland Dauereier schon am  $\frac{19}{7}$ , in der Regel aber erst zu Anfang August gefunden. Die Art ist hier monozyklisch und verhält sich offenbar auf dieselbe Weise wie auf Spitzbergen. Die Anzahl Sommer-(Subitan-)Eier wird jedoch zu 1 angegeben und nicht, wie hier, zwei. Von Interesse ist ferner, dass Weibchen in so spät wie am  $\frac{15}{11}$  genommenen Proben gefunden wurden. Stellt man hiermit zusammen, dass BREHM (1911) auf Grönland am  $\frac{11}{6}$ , „als der See noch nicht eisfrei war“, Exemplare angetroffen hat, die „häufig mit einer *Floscularia* bedeckt“ waren, so will es scheinen, als wenn *Ch. sphaericus* auf Grönland überwintern könnte. In BREHMS Arbeit, die durch einen erstaunlichen Mangel an exakten, für biologische Fragen interessanten Angaben gekennzeichnet ist, wird zwar nicht angegeben, ob diese Exemplare ausgewachsen waren oder nicht. Die Bedeckung mit *Floscularia* scheint mir jedoch zu beweisen, nicht nur dass sie ausgewachsen, sondern dass sie sogar sehr alt (mit lange zurückliegender Häutung) und sicherlich überwintert waren.

Ob eine solche Überwinterung jemals auf Spitzbergen stattfindet, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden, obwohl nichts von meinen Befunden hierfür spricht. Die frühen Proben, die ich in den tieferen Gewässern, welche nicht bis auf den Grund gefrieren (See I), genom-



men habe, sprechen gegen eine solche Überwinterung. In seichteren Gewässern kommt Überwinterung nicht vor.

EKMÄN (1904) geht in seiner Arbeit über die Biologie u. a. der Cladoceren in den nordschwedischen Hochgebirgen nicht näher auf die Fortpflanzung von *Ch. sphaericus* ein. Er gibt an, dass die Art monozyklisch ist, und dass die "kürzeste Zeit des Abschlusses des Generationszyklus"  $1\frac{1}{4}$  Monate ist, sowie dass die Kürze dieses Zeitraums durch das arktische Klima bedingt ist. Dass die Entwicklungszeit kürzer ist, als es nach meinem Befunde auf Spitzbergen die Regel ist, kann nicht erstaunen, da die Lokale EKMÄNS zum Teil ein mehr hocharktisches Gepräge haben als die Spitzberger Lokale im allgemeinen.

An der Murmanküste habe ich selbst (1917) Ende Juni die 1. Generation von *Ch. sphaericus* teils als junge Individuen, teils als Weibchen mit Subitaneiern (2) gefunden. Die Fortpflanzung beginnt also hier ca. 14 Tage früher als auf Spitzbergen.

Für südlichere Hochgebirge liegen keine Angaben von Niveaus vor, die bezüglich der Lebensbedingungen den eben geschilderten arktischen Gegenden entsprechen. Auf den Höhenlagen, für die sich Angaben finden, sind indessen die Verhältnisse recht abweichend. Polyzyklie oder genauer Dizyklie scheint hier in einigen Fällen vorzukommen (ZSCHOKKE 1892). In anderen Fällen scheint Azyklie zu herrschen (KLAUSENER 1908 und 1908 a). KLAUSENER hält sogar Azyklie für möglich noch in 2,230 m Höhe (1908, S. 151) oder vermutet hier eine Sexualperiode unter dem Eise. Andererseits konstatiert KLAUSENER (1908 a, S. 407) im Wolfsee (1,500 m) Monozyklie bei *Ch. sphaericus*, wahrscheinlich im Zusammenhang damit, dass dieser See jährlich im August austrocknet. Ein solcher Zusammenhang zwischen Austrocknung und Monozyklie ist für den in 1,410 m Höhe liegenden Dürrensee zuvor von BREHM konstatiert worden. SCHEFFELT (1908, S. 159) vermutet, dass die Art im Schwarzwald "wahrscheinlich monozyklisch" ist. Diese gleichwie sonstige Angaben aus südlicheren Hochgebirgen (KEILHACK 1906, BLANCHARD und RICHARD 1897) gewähren jedoch kein klares Bild von den Fortpflanzungsverhältnissen von *Ch. sphaericus* daselbst.

In südlicheren niedrigelegenen Gegenden sind die Verhältnisse noch schwerer klarzustellen. WEIGOLD (1910) liefert in seiner ausgezeichneten Arbeit über die Biologie der Lyncodaphniden und Chydoriden eine übersichtliche Darstellung der Fortpflanzungsverhältnisse von *Ch. sphaericus* und fasst sie folgendermassen zusammen: "Überhaupt kann man hier alle, aber auch alle Phasen des zyklischen Verhaltens beobachten, vom kurzen Monozyklus über Polyzyklie zum langen Monozyklus und zur Azyklie". Ich verweise auf diese Darstellung WEIGOLDS, die mir theoretisch sehr wertvoll erscheint.

Was die Anzahl der Eier betrifft, so fehlen in der Regel diesbezügliche Angaben aus südlicheren Gegenden, weshalb anzunehmen sein dürfte,

dass Variationen hierin nicht vorkommen. LILLJEBORG (1900) gibt an, dass in Übereinstimmung mit den Verhältnissen auf Spitzbergen 2 Subitaneier und 1 Dauerei vorkommen. Nach WESENBERG-LUND (1894) kommt auf Grönland nur 1 Subitanei vor. Selbst habe ich an der Murmanküste (1917) 2 Subitaneier in den Bruträumen gefunden.

Was die Ephippienbildung betrifft, so stimmt sie mit SCOURFIELDS (1902) Darstellung überein.

Der hintere Teil der Rückenkontur ist an den Weibchen, die Dauereier und Ephippien bilden werden, im Gegensatz zu den subitaneierzeugenden ganz gerade und stark lichtbrechend. Diese gerade Partie bildet denjenigen Teil des Ephippiums, der dessen beide Valveln zusammenhält. Nachdem das Dauerei in den Brutraum übergetreten ist, geht die Farbe des künftigen Ephippiums in eine immer dunkler rotbraune bis dunkelbraune über. Die Abtrennung des Ephippiums geschieht längs einer Linie, die in etwas gebogenem Verlauf von dem Vorderrande der geraden Rückenpartie zum oberen Rande des freien Vorderrandes der Valveln hingeht. Der vordere freie Rand der Valveln bleibt in der Regel (wenigstens anfangs) am Ephippium selbst sitzen. SCOURFIELD, auf dessen Figuren (Taf. 12, Fig. 31–33) ich verweise, hat nur selten diese Teile sitzenbleibend gefunden. Er sagt von ihnen, dass sie "looked somewhat as if they might serve the purpose of rudimentary hooks". Ich halte es für recht wahrscheinlich, dass sie zur Befestigung und Verbreitung der Ephippien beitragen (vgl. *Daphnia pulex*, S. 440).

Die nachstehende Tabelle liefert eine Übersicht über die Stadien von *Ch. sphæricus*, die zu einem gewissen Zeitpunkt auf den angegebenen Lokalen vorhanden sind, sowie über die relative Häufigkeit derselben ( $\times$ ,  $\times\times$ ). Die Tabelle, gleichwie auch die vorhergehende spezielle Behandlung der Lokale, zeigt, dass in einigen Fällen der Entwicklungsverlauf von dem oben geschilderten abweicht, wenigstens was die Zeit des Auftretens der verschiedenen Stadien betrifft. So sehen wir noch so spät wie am  $^{13}/_8$  (Tümpel XXV) und am  $^{21}/_8$  (Teich XX) Weibchen mit Embryonen in den Bruträumen. In beiden Fällen sind jedoch diese Weibchen sehr selten oder geradezu vereinzelt. Dass die Subitaneibildung in der Regel auch hier seit lange abgeschlossen ist, wird ferner teils dadurch bewiesen, dass junge Individuen sehr selten sind, teils dadurch, dass freie, abgeworfene Ephippien recht gewöhnlich vorkommen. Die Weibchen, die so spät Embryonen tragen, sind demnach atypisch nicht nur für die Verhältnisse überhaupt, sondern auch für das fragliche Lokal.

Ob diese Weibchen in Übereinstimmung mit dem, was wir oben als Regel gefunden haben, ihren 1. Wurf Subitaneier tragen und demnach Exemplare darstellen, deren Entwicklung aus dem einen oder anderen Grunde verzögert worden ist, oder ob sie den 2. Wurf Subitaneier tragen, ist unmöglich sicher zu entscheiden. Da vereinzelte Ephippien bis spät in den Sommer hinein von Schnee oder Eis haben bedeckt sein

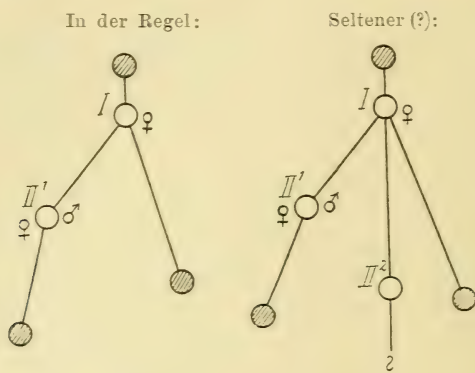
Gewässer	Datum	1. Generation				2. Generation			
		Juv.	♀ m. Subitan- eiern	♀ m. Em- bryonen	♀ m. Dauer- eiern	♀ juv.	♀ m. Dauer- eiern	♂ juv.	♂ ad.
I, II	10/7	×××	×	—	—	—	—	—	—
III	15/7	×	×	××	—	—	—	—	—
III	8/8	—	—	—	××	×	×	×	×
IV	16/7	×	×	××	—	—	—	—	—
IV	8/8	—	—	—	××	×	×	×	×
VI	21/7	—	—	××	×	×	—	×	×
VII	21/7	—	—	—	—	—	—	—	—
VIII	22/7	—	—	××	×	×	—	×	×
VIII	5/8	—	—	—	××	×	×	—	××
IX	22/7	—	—	××	×	×	—	×	×
IX	5/8	—	—	—	××	—	××	—	×
X	5/8	—	—	—	××	—	×	—	×
XVI	29/7	—	×	××	××	××	?	×	×
XVII	31/7	—	—	—	××	××	×	×	×
XVIII	9/8	—	—	×	××	×	×	—	×××
XVIII	21/8	—	—	—	××	—	××	—	××
XIX	24/8	—	—	×	××	×	×	×	×
XX	9/8	—	—	××	×	××	×	××	×
XX	21/8	—	—	×	××	×	××	—	×××
XXI	3/8	—	—	×	×	××	×	×	×
XXI	22/8	—	—	—	×	—	×	—	×
XXI <sup>1</sup>	12/9	—	—	—	×	—	×	—	×
XXII	21/8	—	—	—	×	—	×	—	×
XXIV <sup>1</sup>	12/9	—	—	—	×	—	×	—	×
XXV	13/8	—	—	×	××	×	××	—	×
XXVI	16/8	—	—	—	××	—	××	—	××
Reliktsee	13/8	—	—	—	×	—	—	—	—
XXVII	16/8	—	—	×	—	—	—	—	—

oder sogar haben auf dem Trockenen liegen können, ist eine solche individuelle Verspätung keineswegs ausgeschlossen. Ein solches Ausnahmeverhältnis würde sich indessen kaum in einer einzelnen Probe bemerkbar gemacht haben, und ich halte es daher für wahrscheinlicher, obwohl durchaus nicht für sicher, dass ein 2. Wurf Subitaneier hier vorliegt. Sicher ist, dass ein derartiger zweiter Wurf Subitaneier, wenn er möglich ist, jedenfalls nur in Ausnahmefällen gebildet wird.

<sup>1</sup> Gestorbene Tiere und freie Ephippien gemein



Schematisch nimmt sich der Generationszyklus von *Chydorus sphaericus* auf Spitzbergen folgendermassen aus:



*Chydorus sphaericus.*

Im Gegensatz zu *Macrothrix arctica* schliesst sowohl die 1. als die 2. Generation den Fortpflanzungszyklus mit Dauereibildung ab.

#### Vorkommen.

Das Vorkommen von *Ch. sphaericus* auf Spitzbergen wird teils durch seine Fortpflanzungsweise, teils durch seinen Charakter als Randvegetationsform geregelt.

Die Fortpflanzungsweise wirkt hierbei dadurch ein, dass Dauereibildung nicht ohne die Anwesenheit von Männchen (Befruchtung), d. h. eine ausgewachsene 2. Generation möglich ist. Ist die Vegetationsperiode, die auf einem gewissen Lokal *Ch. sphaericus* zu Gebote steht, so kurz, dass eine solche ausgewachsene 2. Generation nicht zustande kommen kann, so kann *Ch. sphaericus* also auf dem betreffenden Lokal nicht vorkommen, auch wenn die Verhältnisse im übrigen günstig sind. Ein Beispiel hierfür bietet der frühzeitig austrocknende Tümpel V (siehe S. 257).

Der Charakter der Art als Randvegetationsform hat wiederum zur Folge, dass sie fehlt oder selten ist, wo eine Rand- oder Bodenvegetation (von Moosen oder seltener Phanerogamen) fehlt oder spärlich ist. Beispiele hierfür bieten der Reliktsee und die Kleinseen XXVII und XXVIII.

Der Charakter der Art als Randvegetationsform bewirkt es auch, dass sie in kompakter, von Wasser nicht bedeckter Vegetation, d. h. in dem reinen Moorboden, nicht vorkommt.

Die Verhältnisse, die für *Ch. sphaericus* besonders gedeihlich zu sein scheinen, bestehen in einer lockeren und reichen Moosvegetation, die

in Wasser wächst und von demselben bedeckt wird. Beispiele hierfür bieten Teich XXVI, Probe 113 u. a.

Ist der Wasserbestand reichlich, die Vegetation aber arm, wie z. B. im Reliktsee und in den Kleinseen XXVII und XXVIII, so ist die Art selten oder fehlt.

Falls dagegen die Vegetation reichlich ist, aber aus dichtem Moorboden oder aus lockerem Moos ohne freies Wasser besteht, so ist die Art gleichfalls selten oder fehlt; vgl. z. B. die Proben 33, 119 u. a.

Hierzu kommt, dass *Ch. sphaericus* fließendes (siehe die Proben 122, 123, 124, Teich XVI) und brackisches Wasser (Strandlagunen XI und XII) meidet.

Infolge der oben geschilderten Verhältnisse kann *Ch. sphaericus* nicht auf extrem hocharktischen Lokalen vorkommen und ist also weder eine völlig ubiquiste noch eine eurytherme Form. Diese Lokale bieten erstens keine hinreichend lange Entwicklungszeit, zweitens ermangeln sie hinreichend reicher Vegetation. Infolge der kurzen hocharktischen Entwicklungsperiode finden wir daher *Ch. sphaericus* von einem ganzen oben geschilderten Gebiet ausgeschlossen, nämlich Esmarks Gletscher und Erdmanns Tundra, wo er sonst, wenigstens in Teich XV, der eine reiche Moosvegetation hat, zu erwarten wäre. In den vegetationslosen Tümpeln XIII und XIV dürfte sowohl die kurze Vegetationsperiode als der Vegetationsmangel die Art ausschliessen (vgl. oben *Macrothrix arctica*).

In Übereinstimmung mit den Verhältnissen in südlicheren Gegenden tritt *Ch. sphaericus* während des Sommers auch auf Spitzbergen gewöhnlich in Plankton auf, ohne dass sein Charakter als Vegetationsform deshalb als weniger augenfällig angesehen werden kann. Das Auftreten in Plankton muss nämlich als eine Auswanderung von der Randvegetation her betrachtet werden.

## Copepoda.

7. *Eurytemora raboti* RICHARD.

*Eurytemora affinis* POPPE var. *Raboti*. RICHARD, J., Entomostracés recueillis par M. Ch. Rabot à Jan Mayen et au Spitzberg. Bull. Soc. Zool. France, S. 196—197, Fig. 1—3. Paris 1897.

Aussehen und systematische Stellung. — Variation. — Fortpflanzungsverhältnisse usw. — Vorkommen.

## Aussehen und systematische Stellung.

*Eurytemora raboti* ist von RICHARD (1897) als eine Varietät von POPPES vielgestaltiger *Eurytemora affinis* (1880) auf Grund von in "Recherch Bay (moraine du glacier de l'Est) dans de l'eau saumâtre" auf Spitzbergen erbeuteten Exemplaren beschrieben worden.

Sie ist wohlverschieden sowohl von POPPES Hauptform als auch von sonstigen, von GIESBRECHT (1882), NORDQVIST (1888) und SARS (1897) beschriebenen Formen derselben.

Ich bin in der Lage gewesen, sie mit Exemplaren von *E. affinis* (von POPPE am Originalfundort, im Jadebusen, gesammelt und von ihm an LILLJEBORG geschenkt) zu vergleichen, und habe dabei folgende Unterschiede konstatiert. Über die wichtigsten derselben: die Furka, das erste Abdominalsegment beim Weibchen sowie P. 5 beim Männchen, hat RICHARD bereits 1897 berichtet.

Die Furkaläste sind sowohl beim Weibchen als beim Männchen von *E. raboti* kürzer und breiter sowie gleich dem letzten Abdominalsegment mit dichter und längerer Behaarung versehen (Fig. 28 u. 29).

Das Genitalsegment ist beim Weibchen von *E. raboti* mit sehr kräftigen, in 2 Lappen geteilten Seitenfortsätzen versehen, die eine kleine Anzahl Dorne tragen (Fig. 29). Diese Seitenfortsätze fehlen bei *E. affinis* und nahestehenden Formen. Bei einer von SARS (1897) aus dem Kaspischen Meer beschriebenen Form ist jedoch das Genitalsegment schwächer und einfach nach den Seiten hin ausgebreitet.

An dem Genitaloperkulum des Weibchens von *E. raboti* ist das nach hinten gerichtete freie Ende stumpf und scharf abgeschnitten (Fig. 29). Bei *E. affinis* und ihren Varietäten ist das Genitaloperkulum spitz dreieckig.

P. 5 beim Männchen entbehrt bei *E. raboti* die Anschwellung am zweiten Gliede der rechten Seite, die sich bei *E. affinis* findet, und hat ein bedeutend kürzeres und plumperes rechtsseitiges Endglied (Fig. 29).

Mundteile und Antennen sind bei *E. raboti* plumper gebaut als bei *E. affinis*. So ist z. B. der prehensile Teil der männlichen Greifantenne bedeutend kürzer und gröber.



*E. raboti* ist grösser als *E. affinis*. Sie erreicht nach RICHARD eine Grösse von: ♀ 2,34 mm, ♂ 2,02 mm, während *E. affinis* nach POPPE ♀ 1,5 mm, ♂ 1,5 mm gross sind.

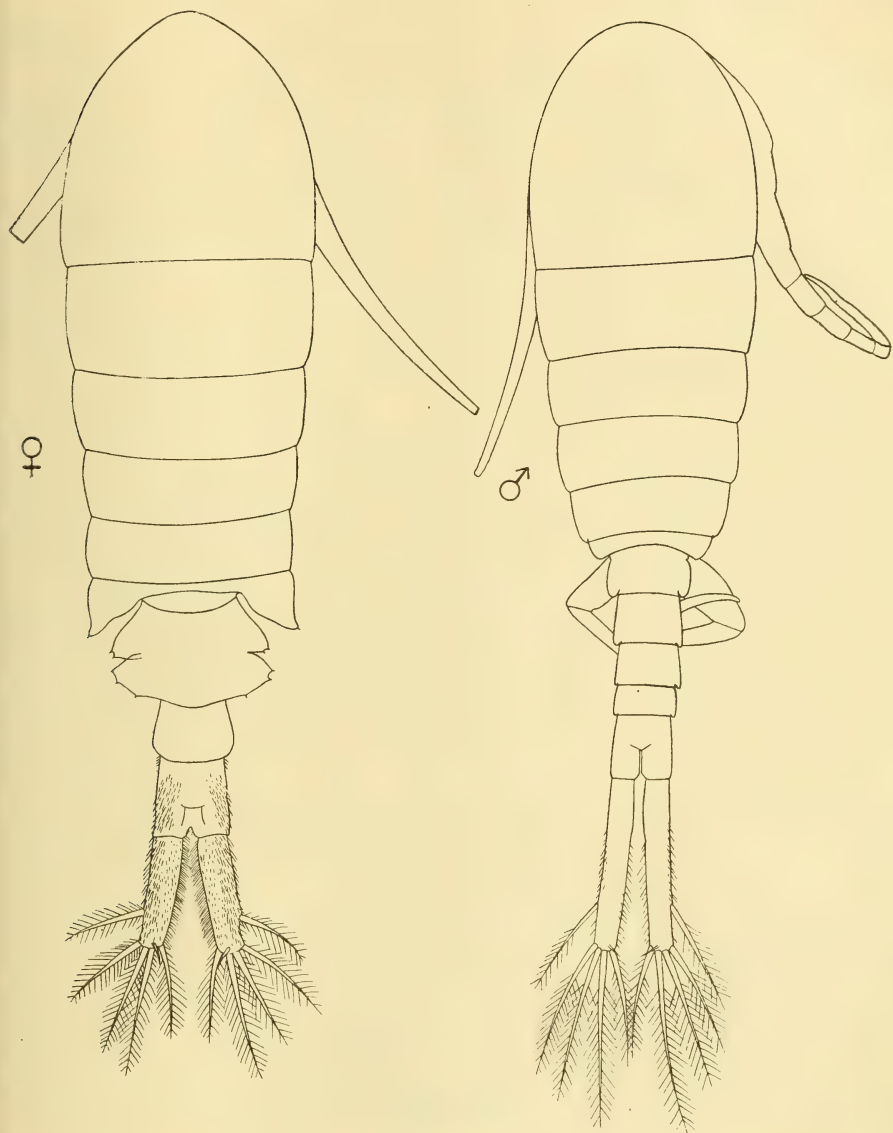


Fig. 28. *Eurytemora raboti* RICHARD.

Die grössten Exemplare, die ich beobachtet habe, sind ♀ 2,17 mm, ♂ 2,04 mm gross gewesen. Alle Masse ohne Furkalborsten. Auf einigen Lokalen, z. B. Tümpel XXVI (siehe unten S. 469), wird *E. raboti* jedoch

nur wenig grösser als *E. affinis*, nämlich ♀ 1,55, ♂ 1,37. Das Männchen ist hier sogar kleiner, als GIESBRECHT es für *E. affinis* angibt.

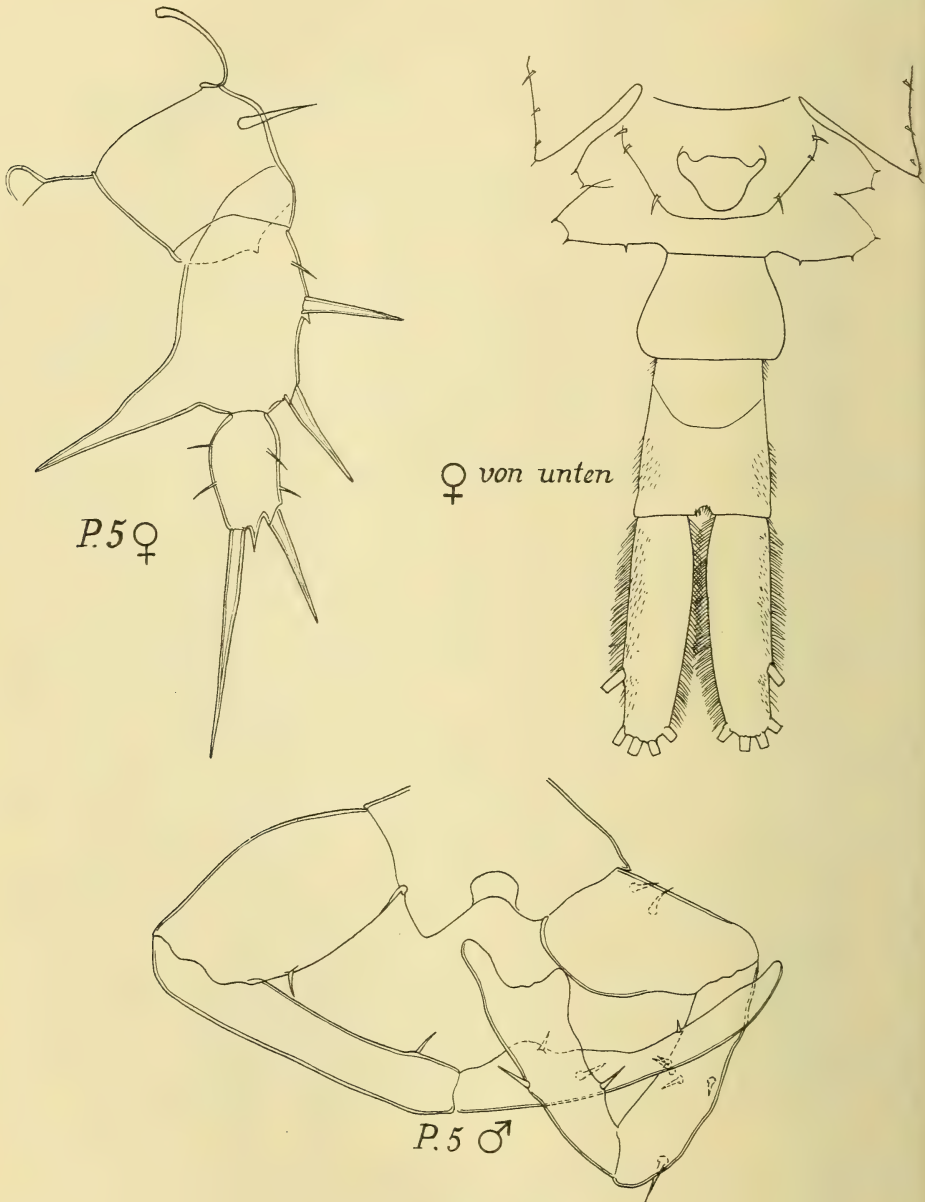


Fig. 29. *Eurytemora raboti* RICHARD.

Die Weibchen sind in der Regel grösser als die Männchen in derselben Population, obwohl der Unterschied zwischen ihnen nicht verhält-

nismässig so gross ist, wie RICHARDS Masse ihn angeben. Wie die folgende Tabelle (S. 469) zeigt, haben die Männchen ein verhältnismässig längeres "Abdomen ohne Furka" als die Weibchen. Furka und Furkalborsten sind beim Männchen sowohl relativ als absolut länger als beim Weibchen. Siehe im übrigen Fig. 28 u. 29.

Meine Exemplare, die teils in brackigem, teils in süssem Wasser erbeutet sind, stimmen in allen morphologischen Details mit den von RICHARD beschriebenen überein (siehe ferner Variation!).

Ich habe im vorhergehenden die Art *Eurytemora raboti* RICHARD genannt, während RICHARD selbst (1897) sie *Eurytemora affinis* var. *raboti* nennt. Dass ich in diesem Falle von RICHARD abweiche, beruht darauf, dass *E. raboti* von den verschiedenen *affinis*-Formen stärker abweicht, als diese unter einander abweichen, und, was wichtiger ist, in Merkmalen abweicht, in denen die übrigen überhaupt nicht variieren. *E. raboti* in die Variationsreihe einzuordnen, die diese unzweifelhaft bilden, scheint mir daher nicht zweckmässig.

Andererseits wie GIESBRECHT (1882) und SARS (1903) var. *hirundo* bzw. var. *hirundoides* zu besonderen Arten zu erheben, scheint mir gleichfalls nicht angebracht. NORDQVIST (1888), der zuerst var. *hirundoides* beschreibt, stellt einen Vergleich zwischen *E. affinis* POPPE, *E. hirundo* GIESBRECHT und var. *hirundoides* an und fasst das Ergebnis dieses Vergleichs folgendermassen zusammen: "Diese Vergleichung zeigt, dass *T. affinis*<sup>1</sup> var. *hirundoides* eine Zwischenform zwischen *T. affinis* POPPE und *T. hirundo* GIESBR. ist". Da hierzu kommt, dass schon *E. affinis* und *E. hirundo* einander sehr nahe stehen, kann ich nicht finden, dass ein Anlass vorliegt, diese Formen mit besonderen Artnamen zu benennen.

Um die Aufstellung von *E. hirundo* als eine besondere Art zu motivieren, vergleicht GIESBRECHT diese unter anderem mit *E. affinis* in einer grossen Tabelle, in der alle wichtigeren Merkmale aufgeführt werden. Im Gegensatz zu GIESBRECHT bin ich der Ansicht, dass diese seine Vergleichung stark gegen die Aufstellung seiner Form als eine besondere Art spricht. Sie weicht von *E. affinis* durch ein unbedeutenderes Merkmal im Bau des letzten Thorakalsegments sowie im übrigen nur durch das Verhältnis zwischen Länge und Breite verschiedener Körperteile, Beinpaare usw. ab. Muss man, um die Berechtigung einer Art zu motivieren, zu diesen variablen Grössen greifen, so erscheint mir a priori die Motivierung schwach (vgl. die unten geschilderte Variation von *E. raboti* von Spitzbergen).

DE GUERNE und RICHARD (1889) haben auch alle diese nahestehenden Formen als Varietäten von *E. affinis* aufgeführt. Sie folgen hierbei NORDQVIST (1888) betreffs var. *hirundoides* und var. *hispida*.

Nachdem Obiges geschrieben, hat BREHM (1917) *Eurytemora raboti*

<sup>1</sup> NORDQVIST wendet den Gattungsnamen *Temora* an.



und ihr Verhältnis zu den übrigen *Eurytemora*-Arten näher behandelt. BREHMS Darstellung lädt in mehreren Punkten zur Kritik ein. So z. B. ist der Vergleich zwischen *E. raboti* einerseits und *E. lacustris* andererseits (S. 613) nicht ganz richtig und zeigt keineswegs, dass eine "selt-same Mischung von *affinis*- und *lacustris*-Charakteren" das für *E. raboti* meist Kennzeichnende ist. Im Gegenteil zeichnet sich *E. raboti* vor allem durch von diesen beiden Arten sehr deutlich abweichende Charaktere aus.

In dem Abschnitt über "Phylogenie und geographische Verbreitung der Gattung *Eurytemora* sowie über die Beziehungen der arktischen und pontokaspischen Fauna" sagt BREHM ferner (S. 616): "— — — sehen wir in der morphologischen Reihe *affinis*, *Raboti*, *lacustris* ein Abbild der ökologischen von Salz- zu Süßwasserformen führenden Reihe. Wir werden unwillkürlich an die von SVEN EKMAN für *Limnocalanus* festgestellten Verhältnisse erinnert usw." Dieser Gedankengang erscheint mir recht eigentümlich. Erstens bilden diese drei Arten durchaus keine morphologische Reihe, sondern *E. raboti* ist, wie ich oben gezeigt habe, deutlich von *E. affinis* verschieden und zwar in Merkmalen, die bei *E. affinis* gar nicht variieren. Diese Merkmale hat sie nicht gemeinsam mit *E. lacustris*. Zweitens finden sich von *E. raboti* sowohl reine Brackwasser- als Süßwasserformen, und von diesen weisen die Brackwasserformen keine grösseren Übereinstimmungen mit *E. affinis* auf, auch die Süßwasserformen keine grösseren Übereinstimmungen mit *E. lacustris*, was man natürlich zu erwarten hätte, wenn eine wirkliche ökologische Reihe hier vorläge. Die Art *E. raboti* zeigt bei Übergang von brackigem zu süßem Wasser einige Veränderungen, aber diese Veränderungen motivieren nicht, wie ich unten zeigen werde, eine Parallelisierung mit EKMANS Resultaten betreffs *Limnocalanus*. Noch weniger rechtfertigen sie derartige unsicher begründete Hypothesen, wie BREHM sie hier konstruiert hat.

Ich will des weiteren nur darauf hinweisen, dass BREHMS Theorie, auch wenn sie durch triftige Gründe gestützt wäre, nicht erklärt, weshalb *E. affinis*-ähnliche Formen sich jetzt nicht als Brackwasserformen auf Spitzbergen finden. Wäre *E. raboti* in verhältnismässig später Zeit aus *E. affinis* hervorgegangen, wie sie es nach BREHM während der Ancyclus-Zeit in Skandinavien tat, um dann infolge längeren Aufenthalts in Süßwasser ("dass langer Aufenthalt im Süßwasser die *lacustris*-Merkmale fördert", S. 616) in *E. lacustris* überzugehen, so müsste *E. affinis* sich jetzt innerhalb desselben Gebiets wie *E. raboti* finden. Auf Spitzbergen dürfte man es als sicher zu betrachten haben, dass dies nicht der Fall ist. Die Brackwasserart von *Eurytemora* ist hier nicht *E. affinis*, sondern *E. raboti*, gleichwie diese, etwas morphologisch verändert, aber nicht in der Richtung auf *E. lacustris* hin, auch als Süßwasserform auftritt.

## Variation.

	Länge ohne Fur- kalborsten	Abdomen ohne Furka	Furka	Furkal- borsten	Länge der Furka in Prozenten der Körperlänge
Nach RICHARD . . . . . ♀	2,34	0,86 <sup>1</sup>	0,26	0,26	11,1 %
Strandlagune XI . . . . . ♀	2,06	0,49	0,26	0,26	12,6 %
Strandlagune XI . . . . . ♀	2,00	0,47	0,26	0,26	13,0 %
See XXI . . . . . ♀	2,05	0,47	0,29	0,27	14,1 %
See XXI . . . . . ♀	1,95	0,46	0,28	0,28	14,3 %
Teich XVIII . . . . . ♀	1,97	0,51	0,27	0,24	14,0 %
Teich XVIII . . . . . ♀	1,88	0,46	0,27	0,24	14,3 %
Teich XX . . . . . ♀	1,89	0,47	0,28	0,23	14,8 %
Teich XX . . . . . ♀	1,76	0,43	0,28	0,23	16,0 %
Tümpel XXVI . . . . . ♀	1,55	0,35	0,23	0,20	15,0 %
Tümpel XXVI . . . . . ♀	1,40	0,36	0,21	0,21	15,0 %
Nach RICHARD . . . . . ♂	2,02	0,62 <sup>1</sup>	0,26	0,28	12,8 %
Strandlagune XI . . . . . ♂	1,88	0,46	0,32	0,40	17,0 %
Strandlagune XI . . . . . ♂	1,72	0,39	0,32	0,33	18,6 %
See XXI . . . . . ♂	2,02	0,49	0,35	0,38	17,3 %
See XXI . . . . . ♂	1,98	0,51	0,34	0,38	17,0 %
Teich XVIII . . . . . ♂	2,04	0,54	0,39	0,35	19,1 %
Teich XVIII . . . . . ♂	1,94	0,52	0,33	0,35	17,2 %
Teich XX . . . . . ♂	1,60	0,41	0,31	0,30	19,0 %
Teich XX . . . . . ♂	1,59	0,37	0,31	0,31	19,5 %
Tümpel XXVI . . . . . ♂	1,37	0,32	0,23	0,28	16,8 %
Tümpel XXVI . . . . . ♂	1,33	0,33	0,22	0,27	16,5 %

In der obigen Tabelle habe ich nur Masse von ein paar Exemplaren aus jedem Gewässer angeführt, da ich gefunden habe, dass innerhalb einer und derselben Population nur unbedeutende individuelle Variation herrscht, wenn man von einer recht beträchtlichen Variation der Grösse absieht. Diese Verhältnisse sind auch aus der Tabelle ersichtlich.

In die Tabelle habe ich auch die Masse, die RICHARD (1897) liefert, aufgenommen. RICHARDS Exemplare waren erbeutet "dans la bai de la Recherche (moraine du glacier de l'Est), dans de l'eau saumâtre". RICHARD gibt die Lage und Natur dieser Gewässer auf folgende Weise an:

<sup>1</sup> Diese Masse RICHARDS sind offenbar fehlerhaft und sollen wahrscheinlich Abdomen mit Furka, nicht aber, wie er angibt, »Longueur de l'abdomen (sans la furca)«, darstellen. Abdomen ohne Furka muss da für ♀ 0,56, ♂ 0,36 mm betragen.

“En avant de la rive gauche du glacier de l'Est se trouvent des moraines récentes, d'un relief assez considérable. Entre ces amas de matériaux glaciaires sont situées de petites nappes d'eau saumâtre, dans lesquelles les pêches ont été exécutées. Certaines de ces nappes d'eau communiquent vraisemblablement avec la mer lors des grandes marées et probablement en tout temps par voie d'infiltration.”

Die Gewässer haben deutlich brackiges Wasser, und die Exemplare RICHARDS gehören der Brackwasserform an.

Meine Exemplare sind alle in Süssgewässern gefangen worden ausser denen aus Strandlagune XI, wo das Wasser sowohl süss als brackig und salzig ist, je nach der Zeit und der Stelle der Lagune, wo die Probe entnommen wurde. Auch die Exemplare von dort sind zunächst als Brackwassertierte anzusehen.

Was die Verschiedenheit zwischen den beiden Geschlechtern, die die Tabelle deutlich zeigt, betrifft, so habe ich schon oben (S. 467) diese berührt. Hier will ich nur auf die Verschiedenheiten eingehen, die zwischen Exemplaren aus verschiedenen Gewässern herrschen, d. h. auf die lokale Variation.

Die Tabelle zeigt nun, dass die Populationen der verschiedenen Lokale voneinander nicht nur durch verschiedene Grösse, sondern auch durch die relative Länge der gemessenen Teile abweichen.

Halten wir uns zunächst an die Weibchen, so finden wir, dass

- 1) die Brackwasserexemplare am grössten sind,
- 2) die Brackwasserexemplare die verhältnismässig kürzeste Furka haben,
- 3) die Exemplare der verschiedenen Lokale an Grösse von oben nach unten in der Tabelle abnehmen.

Was Punkt 1) betrifft, so stellt er nichts Eigentümliches dar, obwohl er von grossem Interesse ist. Wir werden nämlich weiter unten sehen, dass Salz- und Brackwasserformen von *E. raboti* als die ursprüngliche und die Süsswasserform, wo sie vorkommt, als relikte anzusehen ist. Punkt 1) bildet also nur einen neuen Spezialfall der allgemeinen Regel, welche besagt, dass die relikten Süsswasserformen kleiner als die Salz- oder Brackwasserformen sind, von denen sie herkommen. Die marin-glazialen Relikte der Gattungen *Mysis*, *Gammaracanthus* u. a. sind wohlbekannte Beispiele hierfür. Neue Beispiele für diese Sache bilden die weiter unten geschilderten *Tachidius*-Arten.

Was Punkt 2) anbelangt, so bringt er zum Ausdruck, dass die Brackwasserform plumper gebaut ist als die Süsswasserform.

Es scheint mir nahezuliegen, den schlankeren Bau der Süsswasserform mit den erhöhten Ansprüchen an das Schwebevermögen in Zusammenhang zu stellen, die süsses Wasser im Verhältnis zu salzigem Wasser an planktonische Tiere stellt. Diese Ansprüche beruhen teils direkt auf dem geringeren spezifischen Gewicht und der geringeren Viskosität des



Süsswassers, teils indirekt auf der höheren Temperatur, die in den kleinen, geschlossenen Süssgewässern erreicht werden kann. Diese Faktoren scheinen mir in diesem Falle eine nach ihnen abgepasste lokale Variation in der Weise hervorgerufen zu haben, wie die vorige Tabelle sie deutlich illustriert. Ausgeschlossen ist indessen nicht, dass eine solche Veränderung direkt durch den Aufenthalt in süßem Wasser hervorgerufen wird, ohne dass die Veränderung mit einem erhöhten Schwebebedürfnis in Verbindung gebracht zu werden oder überhaupt eine ökologische Bedeutung zu haben braucht. Der Vergleich mit anderen, bodenbewohnenden Arten, z. B. *Chiridotea entemon*, deutet hierauf (vgl. EKMAN 1916). Die Verhältnisse widersprechen jedoch nicht der Möglichkeit eines ökologischen Zusammenhanges in diesem Falle.

Was Punkt 3) dagegen betrifft, so werde ich im weiteren von den Brackwasserformen absehen. Diese sind nämlich bereits unter Punkt 1) behandelt worden. Wir finden da, dass die Süsswasserformen in verschiedenen Gewässern verschieden gross werden. Da die in der Tabelle aufgeführten Süssgewässer nach der Grösse von oben nach unten geordnet sind und die Grösse der Tiere gleichfalls sukzessiv in dieser Richtung abnimmt, so sehen wir also, dass, je grösser die Gewässer sind, um so grösser die Tiere sind und umgekehrt.

Betreffs der Weibchen finden wir ferner, dass parallel mit der Abnahme der Grösse der Gewässer die Tiere nicht nur kleiner, sondern auch im ganzen schlanker werden.

Wie grosse Bedeutung man diesen Verhältnissen zuzuschreiben hat, lässt sich schwer entscheiden. Da vor allem Tümpel XXVI im Verhältnis zu den übrigen sehr klein und speziell betreffs dieses die Grössenabnahme der Tiere sehr deutlich ist, dürften sie doch eine allgemeinere Bedeutung haben, so dass die Parallelität nicht auf einem blossen Zufall beruhte. Die Erklärung, die mir hierbei am nächsten zu liegen scheint, ist, was die kleinen Gewässer betrifft, die, dass die kleinen Gewässer schlechtere Ernährungsbedingungen darbieten, unter anderem durch das Zusammendrängen des Bestandes auf ein kleineres Gebiet und die dadurch bedingte grössere Nahrungskonkurrenz. Wahrscheinlich sind hierbei auch die übrigen in dem Gewässer vorkommenden Arten in Betracht zu ziehen, die *E. raboti* nicht als Nahrung dienen können, und die in einem kleineren Gewässer relativ zahlreicher sind als in einem grösseren. Man vergleiche unter anderem die Massen von *Chydorus*, die sich ausser den sehr zahlreichen *Eurytemora* in Tümpel XXVI finden.

Der schlankere Bau bei den Tieren der kleinen Gewässer, der übrigens nur für die Weibchen gilt und nicht so ausgeprägt wie die Grössenabnahme ist, lässt sich auf dieselbe Weise wie oben auf das durch die hohe Temperatur der kleinen Gewässer erhöhte Schwebebedürfnis zurückführen (siehe jedoch oben).

Die oben geschilderte Lokalvariation, die eine allmählich zuneh-

mende Abweichung von der ursprünglicheren Brackwasserform in sich schliesst, hat mich an die Möglichkeit eines ähnlichen Zusammenhanges zwischen der Grösse der Abweichungen und dem Alter der Gewässer, d. h. dem Alter der Population als solcher, denken lassen, wie ihn EKMAN (1913 a) auf eine so interessante Weise für *Limnocalanus grimaldii-macrurus* nachgewiesen hat. EKMANS Untersuchung zeigt, dass, je länger die Population von der Stammform isoliert gewesen, um so stärker ihre Veränderungen sind.

In diesem Falle kann man indessen keinen derartigen Zusammenhang konstatieren. Tümpel XXVI muss nämlich als das jüngste dieser Gewässer angesehen werden. Er bildete sich erst, als der Braganza-Eissee sich zurückgezogen hatte (siehe S. 370). Der Braganza Eissee wiederum hat seine Entstehung einem Vorrücken des Paula-Gletschers zu verdanken, das erst nach dem Ende der sog. *Mytilus*-Zeit stattfand (vgl. HÖGBOM 1911 und 1913), nachdem die postglaziale Landhebung zum Abschluss gelangt war, und nachdem also die übrigen Gewässer isoliert worden waren.

Wenden wir uns nun den Männchen zu, so finden wir, dass sie in einigen Fällen von den drei oben angegebenen Punkten abweichen. Insbesondere ist dies der Fall bei den Männchen aus Strandlagune XI, die sowohl klein als auch schlank sind. Diese Lagune bietet jedoch so wechselnde Verhältnisse bezüglich des Salzgehaltes des Wassers usw. dar, dass sie nicht als gegen die obige Darstellung sprechend angesehen werden können. Im übrigen sehen wir, dass gleichwie bei den Weibchen die Grösse abnimmt und die Tiere schlanker werden, je weiter man in der Tabelle herabgeht. Die Exemplare aus Tümpel XXVI weichen jedoch durch eine relativ kurze Furka ab (sie ist indessen verhältnismässig viel länger als bei RICHARDS Brackwasserform, 16,5 bzw. 12,8 %), die sich im übrigen auch dadurch auszeichnet, dass sie nicht länger als die Furka der Weibchen ist. Sicherlich haben wir es hier mit einer Lokalvariation anderer Art als den vorhergehenden zu tun, die auf die äusseren Verhältnisse zurückgeführt werden können.

Die Tabelle bietet mehrere Beispiele einer solchen Lokalvariation. So z. B. haben alle Tiere in See XXI, sowohl Weibchen als Männchen, ungewöhnlich lange Furkalborsten im Verhältnis zu den Exemplaren in den Teichen XVIII und XX. Dies ist auch bei den Männchen in Tümpel XXVI der Fall und scheint überhaupt die wenigst schlanken Formen auszuzeichnen. Auch die Salzwasserform hat relativ lange Borsten. Die sehr schlanken Tiere in Teich XVIII und XX haben dagegen sehr kurze Furkalborsten.

## Fortpflanzungsverhältnisse usw.

Gewässer	Datum	Nau- plien	Junge				♂	♀			
			Abd. 1	Abd. 2	Abd. 3	Abd. 4		Ohne Spermato- phoren u. Eier	Mit Sperma- topho- ren	Mit Eiern	
XIII	25/7	××	—	—	—	—	—	—	—	—	Typ I
XIV	25/7	×	×	×	×	—	—	—	—	—	
VI	21/7	—	×	×	—	—	—	—	—	—	
VIII	22/7	—	—	×	×	—	—	—	—	—	
IX	22/7	—	—	—	×	×	—	—	—	—	
XII	23/7	—	—	××	××	—	—	—	—	—	
XIX	3/8	—	—	—	—	—	×	×	—	—	
XX	3/8	—	—	—	—	—	×	×	—	—	
VIII	5/8	—	—	—	—	—	×	×	—	—	
IX	5/8	—	—	—	—	—	×	×	—	—	
X	5/8	—	—	—	×	×	—	—	—	—	Typ II
XXV	13/8	—	—	—	×	××	×	×	—	—	
XXVI	16/8	—	—	—	×	××	×	×	×	×	
XX	21/8	—	—	—	—	—	×	×	×	×	
XIII	25/7	××	—	—	—	—	—	—	—	—	
XIV	25/7	×	×	×	×	—	—	—	—	—	
VI	21/7	—	×	×	—	—	—	—	—	—	
VIII	22/7	—	—	×	×	—	—	—	—	—	
IX	22/7	—	—	—	×	×	—	—	—	—	
XII	23/7	—	—	××	××	—	—	—	—	—	
XVIII	3/8	—	—	—	—	—	×	×	×	×	
XXI	3/8	×	×	×	×	×	×	×	×	×	
XI	5/8	—	—	—	—	—	×	×	×	×	
XVIII	21/8	×	×	×	×	×	×	×	×	—	
XXI	22/8	?	×	×	×	×	×	×	×	×	
XXI	12/9	—	—	—	—	—	×	×	×	×	
XXIV	12/9	—	—	—	—	—	—	×	×	—	

Was den Entwicklungsverlauf betrifft, so kann man bei *E. raboti* auf Spitzbergen zwei verschiedene Typen unterscheiden. In der obigen Tabelle habe ich diese durch Angabe der Stadien zu veranschaulichen versucht, die sich in den verschiedenen Gewässern bei einer gewissen Fanglegenheit finden, wobei die Fänge in zeitlicher Folge aufgeführt



sind. Hierbei ist jeder Typ für sich genommen worden, wobei jedoch zu beachten ist, dass die frühesten Proben ( $^{21}/_7$ — $^{25}/_7$ ) in beide Hälften der Tabelle aufgenommen worden sind, um diese übersichtlicher zu machen. Diese früheren Proben können an und für sich zu jedem beliebigen dieser Typen passen, obwohl die späte Fangzeit und die Natur der Gewässer im übrigen es wahrscheinlich machen, dass sie dem Typ 1 angehören (vgl. unten).

In der Tabelle habe ich die Proben aus Tümpel XIII und XIV d.  $^{25}/_7$  zuerst aufgeführt, obwohl sie der Zeit nach später als die nächstfolgenden sind. Dies beruht darauf, dass sie nichtsdestoweniger ein früheres Stadium der Vegetationsperiode repräsentieren, was ich oben bei der Behandlung der fraglichen Lokale (S. 296) betont, und wofür ich an mehreren Stellen weitere Bestätigung beigebracht habe.

Was die Aufstellung der Tabelle im übrigen betrifft, so geben Abd. 1, 2 usw. die Anzahl Glieder am Abdomen bei den nicht ausgewachsenen Tieren (♀) an und dienen also als Mass für deren Alter. Weibchen ohne Spermatophoren und Eier sind in der Regel solche, die noch nicht ihre Fortpflanzung begonnen haben, und in gewissen Fällen dürfte es schwer sein, zwischen diesen und "Junge, Abd. 4" zu unterscheiden. Das nächste Stadium wird von "♀ mit Spermatophoren" repräsentiert, welche zeigen, dass die Fortpflanzung begonnen hat. "♀ mit Eiern" wiederum stellen das weitest vorgeschrittene Stadium dar. Hiervon machen jedoch die d.  $^{12}/_9$  genommenen Proben (siehe Typ II) eine Ausnahme, indem hier sämtliche Weibchen durch die noch am Körper hängenden Reste der Eiersäckchen zeigen, dass sie die Eiproduktion abgeschlossen haben.

Typ I. Die Tabelle zeigt, dass ausgewachsene Tiere bereits Anfang August aufzutreten beginnen, dass aber erst in der zweiten Hälfte dieses Monats Fortpflanzung und Eibildung stattfindet. In Tümpel XXVI d.  $^{16}/_8$  hat sie so soeben begonnen, in Teich XX d.  $^{21}/_8$  ist sie dagegen in vollem Gange.

Wir finden ferner, dass vor Anfang August nur Nauplien und junge Exemplare vorhanden sind, und dass nach dieser Zeit weder Nauplien noch sehr junge Tiere beobachtet worden sind. Die Entstehung einer neuen Generation nach Anfang August muss demnach als ausgeschlossen angesehen werden, was bereits die Tatsache, dass die Fortpflanzung erst Ende dieses Monats beginnt, beweist.

Berücksichtigt man die Unterschiede, die ganz natürlich zwischen verschiedenen Gewässern bestehen müssen, so gibt die Tabelle im grossen und ganzen eine Zunahme von Alter und Entwicklungsstandpunkt von oben nach unten zu an.

Mehr als eine Deutung der Verhältnisse ist nicht möglich, nämlich folgende.

Am Anfang der Vegetationsperiode (Anfang Juli) gehen aus

überwinternden Eiern von *E. raboti* Nauplien hervor, die im Laufe des Juli und eines grösseren oder kleineren Teiles des August sich zu ausgewachsenen Weibchen und Männchen entwickeln. Diese pflanzen sich in der zweiten Hälfte des August und Anfang September fort und bilden Eier, welche überwintern. Die Tiere selbst sterben nach dem Eierlegen und überwintern nicht.

Hierbei ist es notwendig, zwei Sachen des näheren zu begründen, nämlich dass die Tiere nach der Fortpflanzung im Herbst sterben, und dass nur Eier überwintern. Dies wird dadurch bewiesen, dass sowohl ausgewachsene Tiere als ältere Jugendstadien in den frühesten Proben fehlen. Überwintern diese Stadien, so müssten sie sich im Frühling wiederfinden, wie das bei *Cyclops strenuus* und *C. crassicaudis* der Fall ist (vgl. unten). Die Jugendformen, die sich in den frühesten Proben finden, sind ferner so gleichzeitig, dass sie nicht gut anders als aus bei Eintritt des Frühlings fertigen, also überwinternden Eiern hervorgegangen angesehen werden können (vgl. *C. strenuus*).

Hierzu kommt, dass die meisten dieser Gewässer sehr seicht sind und sicherlich schon früh ausfrieren, weshalb eine während des Winters fortgesetzte Entwicklung oder Eiproduktion als unmöglich angesehen werden muss (vgl. *C. strenuus*).

Am deutlichsten geht dies aus den Verhältnissen in den Tümpeln XIII und XIV d.  $25/7$  hervor. In dem einen dieser Gewässer finden sich am  $25/7$  nur erst Nauplien, ein Zeichen dafür, dass die Entwicklung soeben begonnen hat. Da alle anderen Stadien in diesem Falle fehlen, ist eine Überwinterung von anderen als Eiern völlig ausgeschlossen.

In den unter Typ II angeführten Proben vom  $12/9$  finden sich ferner nur ausgewachsene Tiere, in dem einen Falle nur Weibchen, die ihre Eibildung abgeschlossen haben, und von denen ein grosser Teil offenbar schon gestorben gewesen ist, als die Probe genommen wurde. Die Männchen sind zweifellos vorher gestorben. In diesem Falle kann man direkt das Aussterben von *E. raboti* vor dem Eintritt des Winters beobachten.

Typ II. Wir finden hier, dass bereits Anfang August Fortpflanzung und Eiproduktion in vollem Gange sind, und dass in einigen Fällen (See XXI d.  $3/8$ ) Nauplien und Junge aus den Eiern hervorgegangen sind. Ende August geht diese Fortpflanzung weiter vor sich, und die aus den früher erzeugten Eiern hervorgegangenen Tiere finden sich in verschiedenen Entwicklungsstadien vor. Mitte September treffen wir dagegen nur ausgewachsene Tiere an, und die Weibchen, die vorhanden sind, haben ihre Eiproduktion abgeschlossen und sind zu einem Teil ausgestorben, während Männchen selten oder auch ganz ausgestorben sind.

Ich will hier unten den Entwicklungsverlauf rekonstruieren, so wie



er sich meiner Ansicht nach abgespielt hat, und darauf diejenigen Punkte näher begründen, die möglicherweise zweifelhaft erscheinen können.

Anfang Juli geht aus überwinternden Eiern eine 1. Generation hervor, die im Laufe des Juli sich zu ausgewachsenen Weibchen und Männchen entwickelt. Diese pflanzen sich fort und erzeugen Ende Juli und Anfang August einen 1. Wurf Eier, aus denen unmittelbar eine 2. Generation hervorgeht. Diese 2. Generation wird im Laufe des Herbstes ausgewachsen, pflanzt sich Anfang September fort und erzeugt dabei Eier, welche überwintern, wonach sie stirbt. Unterdessen hat die 1. Generation Ende August einen 2. Wurf Eier gebildet und ist dann gestorben. Auch diese Eier überwintern.

Dass nur Eier und keine Tiere in verschiedenen Stadien überwintern, geht aus denselben Gründen hervor, die für Typ I gelten. Die späte Erzeugung der 2. Generation macht jedoch eine Ausdehnung der Entwicklungszeit während des Spätherbstes und möglicherweise eines Teils des Winters notwendig, was andererseits dadurch ermöglicht wird, dass die hier fraglichen Gewässer tiefer sind und nicht oder jedenfalls nicht so früh ausfrieren.

Was wiederum die Erzeugung eines 2. Wurfs Eier seitens der 1. Generation betrifft, so wird dies wenigstens in einem Falle durch folgende Tatsachen bewiesen. In See XXI d.  $\frac{3}{s}$  finden sich zahlreiche Weibchen mit Eiersäckchen, die 13—18 Eier enthalten. Untersucht man ein solches Weibchen, so findet man in den Ovarien neue Eier in Bildung begriffen oder fast fertig. Die Anzahl dieser ist stets geringer als die der in den Eiersäckchen befindlichen. Dass diese Eier wirklich einen 2. Wurf bilden werden, geht daraus hervor, dass d.  $\frac{22}{s}$ , nahezu 3 Wochen später, Weibchen, die der 1. Generation angehören (die 2. ist noch nicht ausgewachsen), Eiersäckchen mit einer beträchtlich geringeren Anzahl Eier, nämlich 4—11, haben.

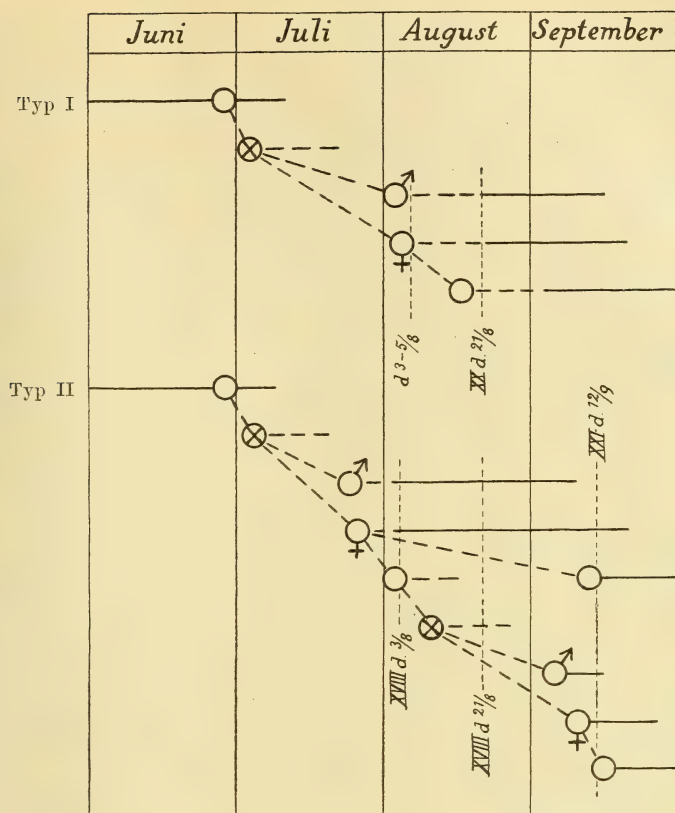
Das folgende Schema zeigt den Entwicklungsverlauf.

Berücksichtigt man die Lokale, auf denen die verschiedenen Typen vorkommen, so erhält man folgendes Bild von dem Auftreten von *E. raboti* auf Spitzbergen.

In kleineren Gewässern, die infolge Austrocknens, frühen Zufrierens oder anderer Verhältnisse ungünstiger sind (vgl. *Daphnia pulex* in diesen), hat *E. raboti* nur eine Generation, die frühzeitig im Frühling aus überwinternden Eiern hervorgeht, sich Ende August fortpflanzt und dann stirbt.

In Gewässern, die durch längere Zeit offenes Wasser und eventuell andere Verhältnisse günstige Bedingungen darbieten (vgl. *D. pulex* z. B. in Teich XVIII), hat *E. raboti* 2. Generationen. Die 1., die aus den überwinternden Eiern hervorgeht, erzeugt Ende Juli und Anfang August einen 1. Wurf Eier, aus denen



*Eurytemora raboti.*

Die horizontal gezogenen Linien bedeuten: ---- fortlaufende Bildung von Eiern (O) Nauplien (X) und Erwachsenen (♂ und ♀); ——— Leben als Vollausbildete. Die schräg gezogenen Linien bedeuten Bildung von Eiern aus den Weibchen, von Nauplien aus den Eiern und von Erwachsenen aus den Nauplien.

sich die 2. Generation sogleich entwickelt, sowie ca. 3 Wochen später einen 2. Wurf Eier, wonach sie stirbt. Die 2. Generation schliesst während der ersten Hälfte des September die Entwicklung mit Eibildung ab und stirbt danach aus.

Nur Eier überwintern.

Was die Eianzahl betrifft, so ist diese am grössten im 1. Wurf der 1. Generation, nämlich 13–18, im 2. Wurf dagegen bedeutend geringer, 4–11. In den Fällen, wo nur ein Wurf Eier gebildet wird (Typ I), ist die Eianzahl in der Regel gering, z. B. in Teich XX gewöhnlich 6–7 (1 Weibchen mit 19 Eiern ist jedoch hier beobachtet worden), Teich XXII 3–12, Tümpel XXVI ca. 4.

### Vorkommen.

*E. raboti* kommt auf Spitzbergen sowohl in süßem als in brackigem Wasser vor, dürfte aber in dem mehr oder weniger salzigen Wasser der Fjorde selbst fehlen. Wenigstens wird sie nicht von BROCH (1910) unter dem Plankton des Eisfjords aufgeführt.

Als Brackwasserart habe ich sie in solchen Strandlagunen gefunden, in welche kleinere Süßwasserströme münden, und welche in offener Verbindung mit dem Fjord stehen oder nur durch mehr oder weniger vorübergehende Strandwälle von diesem geschieden sind. Wasserstand und Salzgehalt wechseln mit Ebbe und Flut. Bei Ebbe hat die Lagune niedriges und süßes Wasser, bei Flut hohes und salziges.

In süßem Wasser kommt *E. raboti* auf 4 der von mir untersuchten Gebiete vor und findet sich hier sowohl in grösseren und tieferen Gewässern als auch in kleinen, seichten, die bisweilen austrocknen. Alle diese Gebiete liegen nur unbedeutend über dem gegenwärtigen Wasserspiegel der Fjorde. Ihre Gewässer haben früher mit dem Fjord in Verbindung gestanden oder Teile desselben ausgemacht und haben dann ähnliche Bedingungen wie die gegenwärtigen Brackwasserlagunen dargeboten. Es dürfte wahrscheinlich sein, dass *E. raboti* während dieser Zeit in sie eingewandert ist und gleichzeitig mit deren Isolierung sich an das Leben in süßem Wasser angepasst hat. Was das Gebiet auf Credners Moräne betrifft, so ist die Anpassung jedoch sicherlich nicht in den gegenwärtigen kleinen Seen vor sich gegangen, sondern in dem grossen Braganza-Eissee (S. 370) oder dessen Küstengebieten.

Dass *E. raboti* wirklich in diesen Seen reliktd und nicht dahin passiv direkt von den Brackgewässern der Küste (autoimmigrant) oder sekundär von einem Süßgewässer, wo sie wirklich reliktd ist, nach einem anderen hin verbreitet worden ist (pseudoreliktd, EKMAN 1915), wird vor allem durch den Charakter der Gebiete bestätigt, innerhalb welcher *E. raboti* fehlt. Diese Gebiete sind Mimers Tal (III—V) und Kap Diabas (XVI—XVII). Sie liegen beide bedeutend höher über dem Wasserspiegel des Fjords und haben nicht in so später Zeit wie die übrigen mit diesem in Verbindung gestanden. Was die Teiche III und IV betrifft, so liegen sie ca. 80—85 m über dem gegenwärtigen Fjordwasserspiegel, demnach über der höchsten marinen Grenze, die nach DE GEER (1910) in 60—70 m, nach HÖGBOM (1911) in 70—80 m Höhe liegt. Wäre passive Verbreitung möglich, so sollte man indessen erwarten, *E. raboti* in ihnen zu finden. Die Verhältnisse in diesen Tümpeln scheinen nämlich, Vergleichen mit anderen Gewässern, in denen *E. raboti* vorkommt, nach zu urteilen, günstig zu sein. Dass *E. raboti* gleich mehreren anderen Arten, die sowohl in süßem als in brackigem Wasser vorkommen, z. B. den *Tachidius*-Arten, auf diesem Lokal fehlt, spricht stark für ihre Reliktnatur in den Süßgewässern, in denen sie vorkommt, was auch durch die Lage dieser Gewässer nahe dem gegenwärtigen Niveau des Fjords bestätigt wird.

Die Teiche XVI und XVII liegen nur ca. 25 bzw. 30 m über dem Fjordwasserspiegel und haben also in postglazialer Zeit in direkter Verbindung mit dem Fjord gestanden. Sie eignen sich ferner dem Anschein nach sehr für *E. raboti*. Dass *E. raboti* nichtsdestoweniger in ihnen fehlt, deutet darauf, dass diese Art, als die Teiche zu dem Wassersystem des Fjords gehörten, noch nicht einen Bestandteil der Fjordfauna bildete. Zugleich liegt hierin ein weiterer kräftiger Beweis dafür vor, dass *E. raboti* nicht passiv aus brackigem nach süßem Wasser oder von einem Süßgewässer nach einem anderen hin verbreitet werden kann. Bezüglich der Unmöglichkeit einer Verbreitung aus brackigem nach süßem Wasser dürfte sie mit den übrigen *Eurytemora*-Arten übereinstimmen, von denen jedoch wenigstens *E. lacustris* wahrscheinlich passiv von einem Süßgewässer nach einem anderen hin verbreitet werden, m. a. W. sowohl relikts als pseudorelikts, aber nicht autoimmigrant sein kann (vgl. EKMAN 1907 und 1915, TOLLINGER 1911).

Dass *E. raboti* gleich den übrigen Copepoden, welche als relikts in süßem Wasser auf Spitzbergen angesehen werden müssen, in einem bestimmten Niveau über dem Fjordwasserspiegel fehlt, setzt uns in den Stand, näher zu diskutieren, wann ihre Einwanderung in süßes Wasser beginnen konnte, und damit, wann ihr erstes Auftreten in dem Fjord stattfand. Ich komme später noch auf diese Frage zurück.

Andererseits muss es eigentümlich erscheinen, dass *E. raboti* nicht passiv nach Kap Diabas und nach Mimers Tal von anderen Süßgewässern her hat verbreitet werden können, in welchem Fall die Anpassung ja bereits vor der Verbreitung zum Abschluss gekommen wäre. *E. raboti* hat doch Eier, die sowohl Trockenheit (Teich XXII) als Gefrieren (viele Kleingewässer) ertragen können. Dass die Eier nach der Ablage zu Boden sinken, dürfte indessen in hohem Grade die Verbreitung erschweren. Hierzu kommt, dass die übrigen Süßwasserlokale recht abgelegen sind.

Was die Verbreitung im übrigen betrifft, so ist besonders zu beachten, dass *E. raboti* in den tieferen Gewässern auf Credners Moräne (Reliktsee, Kleinseen XXVII und XXVIII) fehlt, während sie in allen seichteren Gewässern auf diesem Gebiete vorkommt. Sowohl die tieferen als die seichteren Gewässer haben jedoch Teile des Braganza-Eissees ausgemacht.

Man könnte hierbei sich denken, dass *E. raboti* in den tieferen Gewässern deshalb fehlt, weil eine so hohe Temperatur wie in den seichten nicht in ihnen erreicht werden kann. *E. raboti* wäre m. a. W. von einer bestimmten, verhältnismässig hohen Temperatur in ihrer Entwicklung abhängig.

Die Abhängigkeit von einer bestimmten, verhältnismässig hohen Temperatur würde auch erklären, weshalb *E. raboti* in See I fehlt, der durch seine recht grosse Tiefe und seine noch Mitte Juli dicke Eisdecke sich als relativ kalt erweist.



Hiergegen spricht jedoch, dass *E. raboti* in den zwar seichten, aber extrem hocharktischen (kalten) Tümpeln XIII und XIV vorkommt. Eine relativ hohe Temperatur in diesen während des August, wo ich sie nicht untersucht habe, ist allerdings keineswegs ausgeschlossen.

Obwohl *E. raboti* im grossen und ganzen planktonisch ist, zeigt ihr Vorkommen in kleinen, vegetationsreichen, bisweilen austrocknenden Teichen, dass sie als Planktonart sehr geringe Ansprüche an die Tiefe und Grösse der Gewässer stellt.

*E. raboti* ist nur aus Spitzbergen bekannt, von wo RICHARD (1897) sie zuerst beschrieben hat. RICHARDS (1897, 1898) Fundorte, die sowohl brackiges als süsses Wasser umfassen, sind teils wie meine im Eisfjord und Belsund, teils auf dem östlichen und nordwestlichen Spitzbergen belegen. Die Fundorte BREHMS (1917) sind auf dem östlichen und nordwestlichen Spitzbergen belegene, kleine Süssgewässer.

### 8. *Cyclops strenuus* FISCHER (nach LILLJEBORG).

Systematische Stellung. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen.

#### Systematische Stellung.

Bezüglich der systematischen Stellung von *C. strenuus* oder besser der *C. strenuus*-Gruppe kann man zwei einander entgegengesetzte Ansichten unterscheiden. Nach der einen besteht die *strenuus*-Gruppe aus einer einzigen Art mit sehr grosser Variationsbreite und geographischer Ausbreitung, nach der anderen muss die *C. strenuus*-Gruppe in mehrere voneinander wohlverschiedene Arten zerlegt werden.

Die erstere Ansicht ist ausführlich von SCHMEIL (1892) begründet worden, und zu ihren Anhängern zählen sämtliche mitteleuropäischen Copepodenforscher, wie ZSCHOKKE, BURCKHARDT, BREHM, WOLF, HÄCKER u. a. Die andere ist zuerst genauer von LILLJEBORG ('901) präzisiert worden, der die *strenuus*-Gruppe in die 3 Arten *C. strenuus* FISCHER, *C. scutifer* G. O. SARS und *C. vicinus* ULJANIN aufteilt, wovon *C. strenuus* seinerseits in nicht weniger als 5 verschiedenen Formen oder Varietäten auftritt. Neulich hat SARS (1913) unter Beibehaltung von LILLJEBORGS 3 Arten aus *C. strenuus* als besondere Arten *C. abyssorum* SARS und *C. lacustris* SARS ausgeschieden, die von LILLJEBORG als Formen von *C. strenuus* aufgeführt wurden und von SARS bereits 1863 als selbständige Arten beschrieben worden waren.

LILLJEBORGS Auffassung der *strenuus*-Gruppe schliessen sich auch die schwedischen Forscher EKMAN (1904) und v. HOFSTEN (1911) an.

Die übrigen Forscher präzisieren nicht näher ihren Standpunkt betreffs dieser Frage. Man muss daher annehmen, dass ihr *C. strenuus* identisch ist mit SCHMEILS, d. h. innerhalb der *strenuus*-Gruppe in ihrer Gesamtheit liegt und nicht z. B. zu LILLJEBORGs oder zu SARS' bedeutend enger begrenzter Art gehört. NORDQVIST (1887) macht hiervon eine Ausnahme, indem er den zur *strenuus*-Gruppe gehörigen *C. abyssorum* als besondere Art aufführt.

SCHMEILS Beweisführung bei seiner Vereinigung der verschiedenen Formen der *strenuus*-Gruppe zu einer Art scheint mir an bedenklichen Mängeln zu leiden. Das einzige Merkmal, das nach SCHMEIL bei dieser Art völlig konstant ist, ist der Bau des *Receptaculum seminis* beim Weibchen. Dagegen variieren die Körperform, die Länge und Breite der einzelnen Glieder im Verhältnis zu einander, die Länge der Furka, die Furkalborsten, Antennen und Fussbewaffnung, kurz alle übrigen systematisch wertvollen Teile, innerhalb sehr weiter Grenzen. SCHMEIL nimmt keine Rücksicht auf die Merkmale, die das verschiedene Aussehen dieser Teile darbietet. Auf sie gründen dagegen LILLJEBORG und SARS ihre Arten.

Gegen SCHMEILS Darstellung lässt sich einwenden, dass auch das *Receptaculum seminis* recht beträchtlich bei den Copepoden variiert (vgl. LILLJEBORG 1901, WOLF 1905, S. 161), und dass gerade innerhalb der *strenuus*-Gruppe Formen mit abweichenden *Rec. seminis* vorhanden sind, wie z. B. *C. abyssorum* (vgl. SARS 1913). Aus SCHMEILS *C. strenuus* ist ferner auszusondern *C. vicinus* ULJANIN, welche Art durch konstante und leicht wahrnehmbare Merkmale an P. 1—2 von den übrigen abweicht.

LILLJEBORGs Zerlegung der *strenuus*-Gruppe (mit Ausnahme von *C. vicinus*) in 2 Arten markiert einen scharfen Unterschied an einem gewissen Punkt. Hiergegen kann mit Recht der Einwand erhoben werden, dass dieser Punkt nicht so gewählt ist und nicht so gewählt werden kann, dass die beiden Arten einander gleichwertig werden. Nun ist die eine, *C. scutifer*, morphologisch eng begrenzt und auch biologisch wohl charakterisiert, während die andere, *C. strenuus*, dies so wenig ist, dass ihre extremsten Formen sowohl morphologisch als biologisch weiter voneinander abstehen, als jede von ihnen von *C. scutifer* absteht. Dieser Übelstand wird jedoch in wesentlichem Grade dadurch vermindert, dass *C. strenuus* von LILLJEBORG in 5 verschiedene Formen aufgeteilt wird.

SARS' (1913) Wiederaufstellung einiger dieser Formen als der Hauptart und *C. scutifer* im Range gleichstehende Arten muss ebenfalls als ein wohl begründeter Schritt betrachtet werden.

Die gegenwärtige Einteilung dürfte indessen andauernd als provisorisch anzusehen sein. So z. B. ist es unmöglich, die Spitzbergener Form unter einer von SARS' Arten oder LILLJEBORGs Formen unterzubringen, die doch eine sehr grosse Variationsbreite haben. Ich habe es daher vorgezogen, sie *C. strenuus* FISCHER (nach LILLJEBORG) zu nennen,

und werde im Folgenden ihr Verhältnis zu den von LILLJEBORG aufgeführten Formen dieser Art und zu SARS' Arten angeben. Die Spitzbergener Form einer bestimmten der SARSSchen Arten (und zwar dann *C. abyssorum* SARS) zuzuweisen, würde übrigens, wenn man davon absieht, dass sie nicht völlig mit dieser übereinstimmt, von wenig Wert sein, da fast alle Angaben in der Literatur sich auf die grössere Art (*C. strenuus* nach LILLJEBORG) beziehen, sofern sie sich nicht geradezu auf die *strenuus*-Gruppe in ihrer Gesamtheit (*C. strenuus* nach SCHMEIL) beziehen.

Ist einmal die Systematik der *strenuus*-Gruppe vollständig klargestellt, so wird es ja ein Leichtes sein, nach den unten angegebenen Merkmalen die Spitzbergener Form in dieselbe einzureihen. Eine solche Klarstellung ist von sehr grossem tiergeographischem und biologischem Interesse und erfordert ausser einem reichen Material von zahlreichen Lokalen her sorgfältige periodische Untersuchungen an einer grossen Anzahl Plätze.

Die gegenwärtige provisorische Aufteilung der Gruppe ist jedoch jedenfalls vor SCHMEILS Vereinigung dieser heterogenen Formengruppe zu einer Art vorzuziehen, welche Vereinigung den beträchtlichen Übelstand mit sich bringt, dass dann sowohl morphologisch als biologisch verschiedene Formen unter einem gemeinsamen Namen gehen und hierdurch die Möglichkeiten zu biologischen und tiergeographischen Schlussfolgerungen verringert und die Schlussfolgerungen selbst unsicherer werden (vgl. LANGHANS 1909, "Planktonprobleme", S. 175).

Von den von LILLJEBORG beschriebenen Formen bezieht sich die Spitzbergener Form zunächst auf *C. strenuus*, "die frühzeitigere Frühlingsform" und "die von SARS unter dem Namen *C. abyssorum* beschriebene Form". Sie erreicht jedoch in der Regel nicht dieselbe Grösse wie diese. Sie variiert übrigens so sehr (siehe unten), dass ihre verschiedenen Formen bald mehr mit der "Frühlingsform", bald mehr mit der Form *abyssorum* übereinstimmt, welche Formen mit Hilfe der Beschreibung LILLJEBORGS auseinanderzuhalten kaum stets möglich ist. Von der "Frühlingsform" weicht sie konstant unter anderem dadurch ab, dass bei dem Männchen die Furka länger oder ebenso lang ist wie die 3 letzten Abdominalsegmente. Von der forma *abyssorum* dadurch, dass die relative Länge der Furkalborste stets eine andere ist.

LILLJEBORG, der die Spitzbergener Form von teilweise denselben Lokalen her wie ich kannte, hat sie keiner besonderen Form von *C. strenuus* zugewiesen.

SARS (1913) führt unter *Cyclops strenuus* FISCHER "distribution" unter anderem Spitzbergen auf. Man sollte daher erwarten, dass meine Exemplare mit SARS' Beschreibung dieser Form übereinstimmte. Das ist indessen nicht der Fall. Sie weichen im Gegenteil von ihr in einer grossen Anzahl von Merkmalen ab, unter anderem dadurch, dass die Breite



des Genitalsegments grösser (nicht geringer) als dessen Länge, die Furka länger als die 3 letzten (nicht nur die 2 letzten) Segmente ist; des weiteren sind die Furkalborsten bedeutend länger, die Antennen des 1. Paares reichen ungefähr bis zum oder bis hinter den Hinterrand (nicht nur bis zur Mitte) des 2. Segments, von den Enddornen des inneren Astes des 4. Beinpaares ist der äussere selten halb (nicht mehr als halb) so lang wie der innere, die Eiersäcke sind kleiner usw.

Dagegen stimmt die Spitzbergener Form ziemlich gut mit SARS' Beschreibung von *C. abyssorum* SARS überein. Von dieser weicht sie hauptsächlich dadurch ab, dass die Innenseite der Furkaläste nur gegenüber der kleinen Borste der Aussenseite mit feinen Härchen versehen und nicht, wie SARS angibt, "coarsely ciliated" ist, dass die innere Apikalborste nie ganz zweimal so lang wie die äussere ist, wie SARS es angibt, und dass die Antennen des 1. Paares bisweilen nicht bis zum Hinterrande des 2. Segments und nur selten "considerably beyond the second segment" (nach SARS) reichen.

Wollte man durchaus die Spitzbergener Form einer von SARS' Arten zuweisen, so müsste dies *C. abyssorum* und nicht *C. strenuus* sein (siehe oben). Diese Art *C. abyssorum* weicht jedoch recht beträchtlich von der *strenuus*-Form ab, die LILLJEBORG *C. abyssorum* SARS nennt, wovon ich mich durch Vergleiche zwischen den Typenexemplaren der beiden Forscher überzeugt habe.

Aus diesen und aus oben angegebenen Gründen verzichte ich daher darauf, die Spitzbergener Form einer der kleineren Arten SARS' zuzuweisen, und begnüge mich, sie zu *C. strenuus* nach LILLJEBORGs im Verhältnis zu SARS weiterer, im Verhältnis zu SCHMEIL engerer Auffassung dieser Art zu führen. Im übrigen verweise ich auf meine obige Darstellung und die Beschreibungen im nachstehenden.

Die Spitzbergener Form von *C. strenuus* ist durch folgende Merkmale ausgezeichnet.

♀.

Das 1. Segment vorn scharf abgerundet, länger als die 4 folgenden zusammen, seine Breite stets geringer als die Länge und stets mehr als zwei (bis nahezu drei) mal so gross als die Breite des 1. Abdominalsegments. Das 2.—5. Segment mit ausgebogenen Ecken, die besonders bei dem 4. und 5. Segment in eine Spitze ausgezogen sind (Fig. 30).

Das 1. Abdominalsegment länger als die 3 folgenden zusammen, seine grösste Breite grösser als seine Länge.

Die Furka länger als die 3 letzten Abdominalsegmente zusammen, mit deutlicher Chitinleiste auf der Oberseite und divergierenden Asten. Die kleine Borste der Aussenseite sitzt sehr nahe dem Ende der Furka. Die Behaarung der Innenseite ist auf eine kleine Partie gegenüber dieser

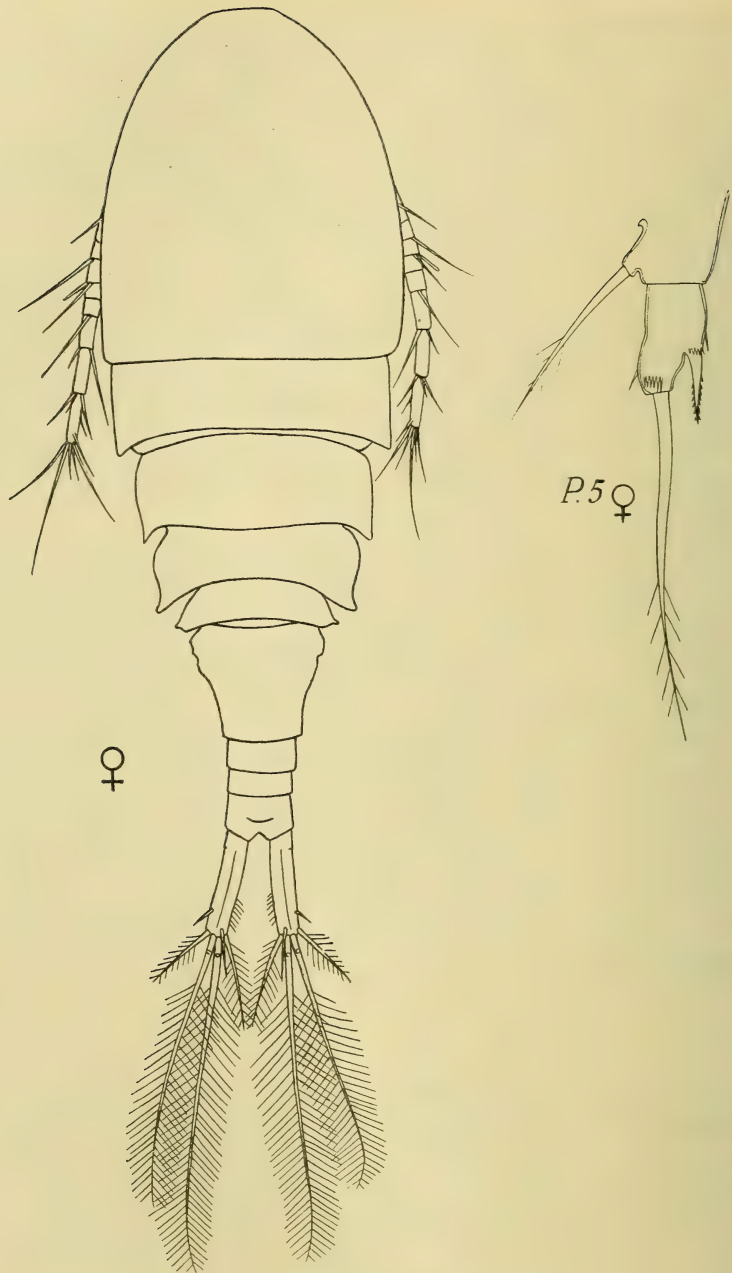


Fig. 30. *Cyclops strenuus* FISCHER.

Borste beschränkt. Von den Apikalborsten ist die äussere stets länger als die halbe innere. Von den beiden mittleren ist die äussere unbedeutend kürzer als die innere (längste) und stets zwei bis mehr als

zweimal so lang als die innere Eckborste. Die längste Borste ist ebenso lang oder etwas kürzer als das Abdomen (nicht der Hinterkörper) mit Furka (Fig. 30).

Die Antennen des 1. Paares reichen nicht ganz bis an den Hinterrand des 2. Segments heran, in gleiche Höhe wie derselbe oder etwas hinter denselben. Sie haben stets 17 Glieder.

An den Antennen des 2. Paares ist stets das äusserste Glied länger und schmaler als das nächstäusserste.

Bei dem inneren Ast des 4. Beinpaares ist das Endglied bald länger, bald kürzer als der längste (innere) Apikaldorn. Dieser ist in der Regel mehr als 2-mal (bisweilen nicht ganz 2-mal) so lang wie der innere.

An den Füßen des 5. Paares ist stets das Endglied bedeutend schmaler als das Basalglied. Die Länge des Endgliedes ist entweder weniger lang oder gleichlang oder länger als die doppelte Breite. Der Seitendorn des Endgliedes geht von der Mitte der Innenseite oder etwas mehr distalwärts aus und reicht mit seiner halben oder mehr als seiner halben Länge über die Spitze des Gliedes hinaus. Die Borste des basalen Gliedes reicht zuweilen nicht oder nur unbedeutend, zuweilen bedeutend über den Seitendorn des Endgliedes hinaus.

Die Grösse der Eiersäcke variiert je nach der Anzahl der Eier. Sie reichen in der Regel nicht oder unbedeutend über die Basis der Furka hinaus.

Länge ohne Furkalborste 1,48—1,90 mm. In LILLJEBORGs Sammlungen findet sich ein Weibchen von Spitzbergen, das 1,95 mm lang ist. Länge der Furkalborste siehe unten.

♂.

Weicht von dem Weibchen durch seinen schlankeren Bau und geringere Grösse sowie durch das Aussehen des A. 1 ab.

Die Länge der Furka ist ebenso gross oder grösser als die Länge der 3 letzten Segmente.

Von den Dornen an der Spitze des inneren Astes des 4. Beinpaares variiert die Länge des inneren von nicht ganz der doppelten bis nahezu der dreifachen Länge des äusseren.

Länge ohne Furkalborste 1,12—1,32 mm. Die Länge der Furkalborste beträgt etwa  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge.

Die obige Diagnose zeigt, dass die Spitzbergener Form von *C. strenuus* recht beträchtlich variiert. Im grossen und ganzen sind diese Variationen ziemlich unregelmässig und ermöglichen nicht die Aussonderung bestimmter Typen. Berücksichtigt man nur ein paar Merkmale, so kann man jedoch zwei Typen unterscheiden. Bei dem einen dieser, *Typ I*,



reichen die Antennen des 1. Paares stets beträchtlich hinter den Hinterrand des 2. Segments. Der innere Enddorn an dem Endgliede des inneren Astes von P. 4 ist bei Typ I länger als das Glied. Dorn und Glied verhalten sich z. B. wie 33 : 31, 33 : 30.

Bei dem anderen, *Typ II*, reichen die Antennen des 1. Paares nicht ganz an den Hinterrand des 2. Segments heran. Der obenerwähnte Enddorn ist kürzer als das Glied, z. B. 33 : 35, 32,5 : 35 (Mass in  $\frac{1}{300}$  mm).

Typ I nähert sich mehr dem *C. abyssorum* von Sars' Originalfundort "Maridalsvand", bei welchem das Verhältnis zwischen Dorn und Glied z. B. 48,5 : 41 ( $\frac{1}{300}$  mm) ist. Typ I kommt in See I und im Reliktsee vor.

Typ II nähert sich *C. abyssorum* von Lilljeborgs Fundort, dem Mälaren, bei welchem das Verhältnis zwischen Dorn und Glied z. B. 31 : 35 ( $\frac{1}{300}$  mm) ist. In mehreren anderen Merkmalen weicht er jedoch von diesem ab (siehe oben). Typ II kommt in See I und See XXI vor.

In See I finden sich also gleichzeitig sowohl Typ I als Typ II, was möglicherweise durch die Fortpflanzungsverhältnisse und die Zeit der Fänge in jedem einzelnen Falle zu erklären ist (siehe unten S. 487 ff.). Im See I finden wir nämlich sowohl Tiere, die früher (Herbst-Winter) als später (Frühling) ausgewachsen und fortpflanzungsfähig geworden sind. Nur die ersteren (Typ I) kommen aber im Reliktsee, nur die letzteren (Typ II) im See XXI vor.

Nachstehend gebe ich einige Masse für ausgewachsene Weibchen von den verschiedenen Lokalen.

#### See I.

♀ mit Eiern (13 + 14). (Typ I.)

A. 1 reicht bis gleich hinter den Hinterrand des 2. Segments.

Länge ( $\frac{1}{100}$  mm): Cephalothorax 55 ( $\times 48$ )<sup>1</sup> + 12 + 12 + 9 + 9 (97).

Abdomen 18 ( $\times 22$ )<sup>1</sup> + 5 + 4 + 6 (33).

Furka 17.

Furkalborsten von innen: 21 — 47 — 42 — 11 $\frac{1}{2}$ .

P. 4 ( $\frac{1}{300}$  mm). Endglied: Dornen: 31 : 33 u. 14 $\frac{1}{2}$ , 31 : 33 u. 14.

P. 5 ( $\frac{1}{300}$  mm). Basalglied. Breite: 7, 7.

Endglied. Länge: Breite: 10 $\frac{1}{2}$  : 5 $\frac{1}{4}$ , 10 : 4 $\frac{1}{2}$ .

#### See I.

♀ mit Eiern in den Ovarien. (Typ II.)

A. 1 reicht nicht ganz bis an den Hinterrand des 2. Segments heran.

<sup>1</sup> Breite.

Länge ( $1/100$  mm): Cepth.  $64(\times 53) + 12\frac{1}{2} + 13 + 9 + 11$  ( $109\frac{1}{2}$ ).  
 Abd.  $19(\times 24) + 4 + 4 + 6$  (33).  
 Fu. 21.

Furkalborsten von innen: 19 — 55 — 48 — 12.

P. 4 ( $1/300$  mm). Endglied: Dornen: 35:33 u. 16.

P. 5 ( $1/300$  mm). Basalglied. Breite:  $9\frac{1}{2}$ , 9.

Endglied. Länge: Breite:  $11\frac{1}{2} : 5\frac{1}{4}$ ,  $11\frac{1}{2} : 5\frac{3}{4}$ .

See XXI.

♀ (Typ II.)

A. 1 reicht nicht bis an den Hinterrand des 2. Segments heran.

Länge ( $1/100$  mm): Cepth.  $63(\times 57) + 15 + 15 + 10 + 11$  (114).

Abd.  $20(\times 21) + 6 + 4 + 6$  (36).

Fu. 22.

Furkalborsten von innen:  $20\frac{1}{2} - 51 - 41 - 11,5$ .

P. 4 ( $1/300$  mm). Endglied: Dornen: 35:32 $\frac{1}{2}$  u. 16 $\frac{1}{2}$ , 34:32 $\frac{1}{2}$  u. 16 $\frac{1}{2}$ .

P. 5 ( $1/300$  mm). Basalglied. Breite:  $7\frac{1}{2}$ , 7.

Endglied. Länge: Breite:  $12\frac{1}{2} : 5$ ,  $12\frac{1}{2} : 5\frac{1}{2}$ .

Reliktsee.

♀ mit Eiern (6 + 6). (Typ I.)

A. 1 reicht bis hinter den Hinterrand des 2. Segments.

Länge ( $1/100$  mm): Cepth.  $49(\times 43) + 14 + 15 + 12 + 6\frac{1}{2}$  ( $96\frac{1}{2}$ ).

Abd.  $16\frac{1}{2}(\times 18\frac{1}{2}) + 4 + 4 + 5\frac{1}{2}$  (30).

Fu. 17.

Furkalborsten von innen: 18 + 46 + 41 + 10.

P. 4 ( $1/300$  mm). Endglied: Dornen: 30:32 $\frac{1}{2}$  u. 15, 30:33 u. 16.

P. 5 ( $1/300$  mm). Basalglied. Breite:  $7\frac{1}{2}$ ,  $7\frac{1}{2}$ .

Endglied. Länge: Breite:  $8 : 4\frac{1}{2}$ ,  $8\frac{1}{2} : 5$ .

### Fortpflanzungsverhältnisse.

Gilt es, die Fortpflanzungsverhältnisse von *C. strenuus* auf Spitzbergen kennen zu lernen, so bildet See I den  $\frac{9}{7} - \frac{10}{7}$  einen guten Ausgangspunkt. Wir finden da teils ausgewachsene Individuen, ♀ und ♂, von denen die Weibchen zahlreich sind und oft Eiersäcke tragen, während die Männchen sehr selten sind, teils Nauplien in sehr grosser Anzahl (ccc). Alle Zwischenstadien fehlen vollständig.

Die sehr zahlreichen Nauplien zeigen, dass die Entwicklung der Generation, der sie angehören, vor kurzem und gleichzeitig begonnen hat.

Die ausgewachsenen Tiere dagegen müssen zweifellos einer älteren, überwinternden Generation angehören. Die Proportion zwischen Weibchen und Männchen spricht dafür, dass diese Generation im Begriff steht, ihre Fortpflanzung abzuschliessen. Die Eier, die das Resultat der Fortpflanzung bilden, entwickeln sich unmittelbar weiter zu Nauplien. Diese Nauplien sind also ungefähr gleich alt oder etwas jünger als diejenigen, die am  $9/7$ — $10/7$  vorhanden sind.

In See XXI den  $3/8$  treffen wir *C. strenuus* in einem späteren Stadium an. Der grössere Teil der ausgewachsenen Tiere ist nun tot. Noch finden sich jedoch Weibchen, selten, von denen ein Teil Eier trägt, und vereinzelte Männchen. Ausser Nauplien finden sich auch junge, noch nicht ausgewachsene Tiere in verschiedenen Stadien.

Am  $22/8$  ist in See XXI die ältere Generation vollständig ausgestorben. Von der jüngeren sind sowohl Nauplien als junge und fast ausgewachsene Tiere vorhanden. Männchen fehlen, und die Fortpflanzung hat noch nicht begonnen.

Ungefähr dasselbe Stadium treffen wir in den Kleinseen XXVII und XXVIII den  $16/8$  an. (In den Proben ist jedoch ein totes, der älteren Generation angehöriges Weibchen beobachtet worden.) Die jüngere Generation besteht aus Nauplien, juvenilen und fast ausgewachsenen Tieren, von denen ein Teil Männchen sind. Die Fortpflanzung hat noch nicht begonnen. Man dürfte daher keines von den Tieren als ganz ausgewachsen anzusehen haben (vgl. BURCKHARDT 1900).

Im Reliktsee finden wir den  $13/8$ , gleichwie in See XXI den  $22/8$  und in den Kleinseen XXVII und XXVIII den  $16/8$ , nur die jüngere Generation. Sie besteht aus Nauplien und jungen Individuen sowie ausgewachsenen Tieren. Von diesen finden sich sowohl Weibchen als Männchen in ungefähr gleicher Zahl vertreten. Eine grosse Anzahl der Weibchen trägt Eiersäcke. Die Fortpflanzung ist also in vollem Gange.

Wie oben (S. 369) erwähnt, repräsentiert der Reliktsee ein Stadium nahe dem Ende der Entwicklungsperiode.

In See XXI den  $12/9$  finden sich andauernd sowohl ausgewachsene Tiere, Weibchen und Männchen, als auch Nauplien und junge Individuen in verschiedenen Stadien. Die Fortpflanzung, die am  $22/8$  noch nicht begonnen hatte, ist im Gange, und einige Weibchen tragen Eiersäcke.

Die Übereinstimmung mit dem Reliktsee den  $13/8$  ist vollständig, obwohl See XXI den  $12/9$  ein noch späteres Stadium, unmittelbar vor dem Eintritt des Winters, repräsentiert.

Die Entwicklung während der Vegetationsperiode selbst ist also die folgende:

Zu Beginn der Vegetationsperiode finden sich zwei Generationen, von denen die eine ausgewachsen ist und sich in Fortpflanzung befindet, die andere aus Nauplien besteht, die (wahrscheinlich) soeben aus den Eiern entschlüpft sind oder im Begriff



stehen zu entschlüpfen. Die ausgewachsene Generation stirbt allmählich ganz aus. Die jüngere Generation, bestehend aus den obenerwähnten Nauplien und den von den ausgewachsenen Tieren nach und nach erzeugten, wächst allmählich heran und beginnt gegen Ende der Vegetationsperiode sich fortzupflanzen.

Die nachstehende Tabelle liefert eine schematische Übersicht über die verschiedenen Stadien, die zu einem gewissen Fangzeitpunkt vorhanden sind, und die relative Häufigkeit derselben.

	Datum	1. Generation				2. Generation			
		Naupl.	Juv.	♀	♂	Naupl.	Juv.	♀	♂
See I . . . . .	9/7	—	—	×× <sup>1</sup>	×	××××	—	—	—
See XXI . . . . .	3/8	—	—	× <sup>1</sup>	×	××	××	—	—
See XXI . . . . .	22/8	—	—	—	—	×	××	—	—
See XXVII, XVIII .	16/8	—	—	—	—	×××	×××	×	×
Reliktsee . . . . .	13/8	—	—	—	—	××	××	×× <sup>1</sup>	××
See XXI . . . . .	12/9	—	—	—	—	×	×	× <sup>1</sup>	×

Die Fortpflanzung, die gegen das Ende der Vegetationsperiode hin (Reliktsee den 13/8, See XXI den 12/9) beginnt, vermag nicht vor dem Eintritt des Winters abgeschlossen zu werden. Eine ganze Reihe von Tieren ist nämlich noch den 12/9 sehr jung (Nauplien oder Junge). Es dürfte daher sicher sein, dass diese erst im Laufe des Winters ausgewachsen und fortpflanzungsfähig werden.

Es dürfte kein Zweifel darüber herrschen, dass die ausgewachsenen Individuen, die in See I den 9/7 vorhanden sind, eben solche Exemplare sind, die im Laufe des Winters das Stadium der Fortpflanzungsfähigkeit erreicht haben. Dass den 9/7 vor allem Männchen so selten sind, beweist ferner, dass diese Generation zum grösseren Teil ihr Fortpflanzungsgeschäft abgeschlossen hat und ausgestorben ist. Dass Entwicklung und Fortpflanzung während des Winters fortgehen und die Tiere nicht in den verschiedenen Stadien überwintern, in denen sie sich bei Eintritt desselben befinden, geht daraus hervor, dass am 9/7 nur ausgewachsene, fortpflanzungsfähige Tiere vorhanden sind, die als dieser Generation angehörend angesehen werden können.

Was die während der Fortpflanzung des Herbstes und Winters erzeugten Eier betrifft, so gelangen diese offenbar nicht sofort zur Entwicklung. Dass die Eier in Wirklichkeit erst im Anfang der nächsten Vegetationsperiode und zwar gleichzeitig sich entwickeln, wird deutlich

<sup>1</sup> Einige ♀ mit Eiern.

dadurch bewiesen, dass am  $\frac{9}{7}$  nur Nauplien und keinerlei andere junge Stadien vorhanden sind. Entwickelten sich die Eier im Herbst gleichwie im Frühling unmittelbar, so müsste man im Frühling, in Übereinstimmung mit den Verhältnissen im Herbst, alle möglichen Entwicklungsstadien finden.

Die im Herbst und Winter erzeugten Eier würden demnach als Dauereier fungieren, mit den zuvor bei den Copepoden gefundenen Dauereiern<sup>1</sup> darin übereinstimmend, dass sie auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen bleiben (vgl. HÄCKER 1902, WOLF 1904, 1905, EKMAN 1904). Ihre Weiterentwicklung wäre von der Temperaturerhöhung zu Beginn der Vegetationsperiode abhängig, ohne Rücksicht darauf, wie lange Zeit die Ruhe gedauert hat.

Zwischen diesen Eiern und den Eiern, die im Frühling erzeugt worden sind, besteht jedoch kein prinzipieller Unterschied. Ob die Eier unmittelbar oder erst nach einer längeren oder kürzeren Zwischenzeit zur Entwicklung gelangen, scheint mir ausschliesslich von der Erzeugungszeit oder genauer von den äusseren Verhältnissen bei und nach der Eiablage abzuhängen. Ist die Temperatur im Sinken begriffen oder niedrig, so entwickelt sich das Ei nicht weiter, bis die Temperatur wieder steigt. Ist die Temperatur dagegen im Steigen begriffen, so entwickelt es sich unmittelbar. Ein im Herbst erzeugtes Ei ruht daher bis zum Frühling, d. h. etwa 10 Monate, ein Ei, das im Mai oder Juni erzeugt worden ist, nur 2 Monate bis einige Tage, eines, das Anfang Juli erzeugt worden ist, ruht überhaupt nicht.

Man kann daher hier nicht von Dauereiern in demselben Sinne sprechen wie z. B. bei den Cladoceren, d. h. Eiern, für welche Ruhe notwendig ist. In diesem Falle haben wir nur gefunden, dass Ruhe möglich ist, und die zu verschiedenen Zeiten erzeugten Eier bei *C. strenuus* dürften in dieser Beziehung miteinander übereinstimmen. Die Verschiedenheit, die ich oben berührt habe, ist mithin nur eine Verschiedenheit zwischen den äusseren Verhältnissen während verschiedener Zeiten und nicht zwischen den Eiern selbst.

Bezüglich der Dicke der Eischale und der Anzahl (1) stimmen Herbst- und Frühlingseier gleichfalls miteinander überein.

Dauereier der Art, wie sie HÄCKER (1902) und WOLF (1904) bei *Diaptomus denticornis* und EKMAN (1904) z. B. bei *D. laciniatus* gefunden haben, kommen hier nicht vor.

Ob die Eier unmittelbar oder erst nach einer Zeit der Ruhe zur Entwicklung kommen, hängt ferner nicht von der absoluten Temperatur, sondern, wie oben erwähnt, von dem Temperaturverlauf ab (wenn man

<sup>1</sup> Untersuchungen an Schnitten, die ich, um einen Unterschied zwischen den Herbst- und Frühlingseiern zu konstatieren, vorgenommen habe, haben ein negatives Ergebnis geliefert. Deutliche Unterschiede hinsichtlich des Entwicklungsstandpunktes oder der Schalen konnte ich nicht konstatieren.

überhaupt die Temperatur als entscheidend ansehen darf). So beträgt z. B. die Temperatur im Reliktsee am  $13/8 + 5 \frac{3}{4}^{\circ}$  C., und die Eier entwickeln sich nicht unmittelbar, während dies in See I am  $9/7$  bei einer Temperatur von nur  $+ 3,5^{\circ}$  C. der Fall ist. Im ersteren Falle ist die Temperatur jedoch im Sinken begriffen, d. h. relativ niedriger als vorher, im letzteren im Steigen begriffen, d. h. relativ höher als vorher.

Das Bild, das die obige Darstellung von dem Leben des *C. strenuus* auf Spitzbergen gibt, ist kurz folgendes:

Aus den im Herbst und Winter erzeugten Eiern gehen frühzeitig im Frühling, aus den im Frühling erzeugten Eiern früher oder später während des ersten Teils der Vegetationsperiode Nauplien hervor, die teils im Herbst oder im Laufe des Winters ausgewachsen werden und sich fortpflanzen, teils erst im folgenden Frühling fortpflanzungsfähiges Stadium erreichen. Die Fortpflanzungsperiode beginnt im Herbst, geht während des Winters fort und findet während der ersten Hälfte der nächsten Vegetationsperiode ihren Abschluss. Die frühest geborenen Tiere schliessen ihre Entwicklung im Laufe der Vegetationsperiode ab, die später geborenen erst während des Winters oder folgenden Frühlings. Dadurch, dass keine Eier sich vor dem Beginn der Vegetationsperiode zu entwickeln beginnen, und dass ungefähr zur selben Zeit die Eierzeugung zu grossem Teil abgeschlossen ist, kann man zwei bestimmte Perioden unterscheiden, charakterisiert im grossen und ganzen durch Wachstum (optimaler Teil der Vegetationsperiode) und Fortpflanzung (Winter mit nächstliegenden Teilen von Herbst und Frühling). Die Entwicklungsperiode in ihrer Gesamtheit erstreckt sich vom Frühling bis zum Herbst, Winter oder nächsten Frühling und wird von einer einzigen Generation eingenommen. Die Tiere sterben nach der Fortpflanzung.

Das Schema (S. 492) zeigt den Entwicklungsverlauf.

Die Zeit vom Austritt der Nauplien aus den Eiern bis zu der darauffolgenden Eibildung beträgt für die frühzeitig im Frühling geborenen Tiere ca.  $1\frac{1}{2}$  Monate, für die später geborenen, die ihr Wachstum im Winter beendigen, bis zu 10–11 Monaten.

Der oben geschilderte Entwicklungsverlauf setzt voraus, dass eine Entwicklung während des Winters möglich ist. Wir finden auch, dass *C. strenuus* auf Spitzbergen nur in Gewässern vorkommt, die so tief sind, dass sie sicherlich nicht ausfrieren.

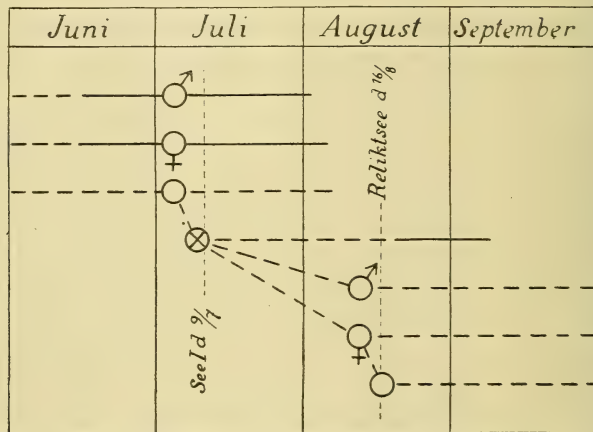
Was *C. strenuus* auf Spitzbergen betrifft, so ist weiter zu erwähnen, teils dass die Anzahl Eier in jedem Eiersack im Herbst geringer, 6–8, als im Frühling, 10–15, ist, und dass die Eianzahl im Frühling am grössten bei den Weibchen ist, die sich am spätesten fortpflanzen, 19–22, teils dass diejenigen Individuen, die sich frühzeitig im Frühling, 1,48–1,56 mm, und im Herbst, 1,48–1,65 mm, fortpflanzen, kleiner sind



als diejenigen, die die Fortpflanzung im Sommer abschliessen, 1,68—1,90 mm. Obwohl diese Verschiedenheiten teilweise wohl darauf beruhen, dass die verschiedenen Stadien von verschiedenen Lokalen herrühren, dürfte doch, wenigstens was die Eianzahl betrifft, der oben angestellte Vergleich berechtigt sein (vgl. unten).

Ein Vergleich zwischen den Verhältnissen auf Spitzbergen und in südlicheren Gegenden wird einerseits dadurch erschwert, dass die meisten Autoren unter *C. strenuus* die *strenuus*-Gruppe in ihrer Gesamtheit einbeziehen, andererseits dadurch, dass so wenige und wenig aufschlussreiche Angaben hierüber vorliegen.

So liefert EKMAN (1904) überhaupt keine Angaben über das Leben und die Fortpflanzung von *C. strenuus* in den schwedischen Hochgebir-



*Cyclops strenuus.*

gen, obwohl er vermutet, dass die Art hierin mit *C. scutifer* übereinstimmt.

Für diese letztere Art gibt EKMAN in seichten (2–4 m) Seen in der Birkenregion 2 Fortpflanzungsperioden, eine mitten im Sommer und eine im Spätherbst, und 2 Generationen an. In tieferen Seen ist es schwieriger, die Verhältnisse sicher zu entscheiden. Sowohl junge als alte Tiere finden sich während des ganzen Sommers.

In der Flechtenregion dagegen kommen im Frühling sowohl Nauplien als juvenile und geschlechtsreife Tiere vor. Fortpflanzungsperiode gegen Ende des Sommers. Wahrscheinlich eine Generation.

Die Art stimmt also im grossen und ganzen mit *C. strenuus* auf Spitzbergen überein, wenn man annimmt, dass die im Frühling genommenen Proben ein etwas späteres Stadium als meine frühesten repräsentieren, da ausser Nauplien auch "halberwachsene Junge" gewöhnlich sind.

Im Gegensatz zu *C. strenuus* auf Spitzbergen kommt *C. scutifer* nach EKMAN in Gewässern vor, die im Winter ausfrieren.

Von Grönland gibt BREHM (1911) an, dass unsere Art "im Plankton sehr häufig auftritt, z. B. in einem See beim Schiffshafen (19. IX. 1907). Die Eiballen enthalten im Durchschnitt 10–12 Eier. Die Länge der ausgewachsenen Weibchen beträgt 2,100  $\mu$ ." Die Art pflanzt sich also hier im September fort.

Auch JOHANSEN (1911) gibt an, dass die Weibchen von *C. strenuus* im September Eiballen haben, und sagt ferner: "Whether *Cyclops* hibernates, I do not know, in the autumn we find it in different sizes (<sup>19</sup>/<sub>9</sub> 07), in the spring I have not found it at all before the beginning of July (1907 and 08) and they are then all quite small (young)."

Wie auf Spitzbergen beginnt also die Fortpflanzung im Herbst und die Entwicklung aus den Eiern erst im Beginn des Juli im nächsten Jahre. Wahrscheinlich wird die Fortpflanzung auch auf Grönland erst während des Winters und Frühlings abgeschlossen, da noch in der zweiten Hälfte des September (<sup>19</sup>/<sub>9</sub>) junge Individuen ("different sizes") vorhanden sind.

Für Skandinavien finden sich nur vereinzelte Angaben über die Fortpflanzung von *C. strenuus*. So gibt EKMAN (1907) an, dass *C. strenuus* var. *abyssorum*, der morphologisch der Spitzbergener Form recht nahe steht, sich im Winter und Frühling fortpflanzt.

In Dänemark ist *C. strenuus* von WESENBERG-LUND (1904) untersucht worden, obwohl er nicht näher angibt, welche Form ihm vorlag. WESENBERG-LUNDS Angaben für verschiedene Seen stimmen nicht völlig miteinander überein, weshalb es wahrscheinlich ist, dass die Art nicht jedes Jahr und in jedem Gewässer sich gleich verhält. Im Esramso treffen Maximum- und Sexualperioden, welche zusammenfallen, teils im Nov.–Dez., teils im April–Mai ein. Das Maximum der Männchen liegt vor dem der Weibchen. Die Anzahl der Eier ist im Frühling grösser (ca. 40) als im Herbst (16–20). Ein ausgeprägtes Minimum findet sich im Sommer.

Im Viborgsø, wo die Verhältnisse unklarer sind, findet man dasselbe Maximum und möglicherweise ausserdem ein kleineres Sommermaximum.

Aus Mitteleuropa liegt eine recht grosse Anzahl Angaben vor, von denen ich hier einige wiedergeben will.

BURCKHARDT<sup>1</sup> (1900) gibt für den Vierwaldstättersee das Hauptmaxi-

<sup>1</sup> EKMAN (1904, S. 104) ist der Ansicht, dass diese Angaben BURCKHARDTS sich auf *C. scutifer* beziehen. Er sagt: »Wie aber aus seinen Bemerkungen über das 4. und 5. Cephalothoraxsegment hervorgeht (5, p. 639), müssen die Tiere als *C. scutifer* bezeichnet werden, obgleich BURCKHARDT diese Art nach dem Vorgange SCHMEILS mit *C. strenuus* vereinigt hat«. Es ist indessen ebenso wahrscheinlich, dass BURCKHARDTS *C. strenuus* mit einer der *strenuus*-Formen (nach LILLJEBORG) identisch ist, die

imum und Sexualperiode während Dez.—Jan.—Febr. und ein kleineres Maximum während Juni—Juli an. Das Maximum für das Männchen etwas früher als das für das Weibchen.

In den "südlichen Alpenrandseen" sind die Verhältnisse dieselben (BURCKHARDT 1914), obwohl die Eiproduktion im Winter mindestens einen Monat früher beginnt (S. 12).

Nach BREHM (1902) finden sich im Aachensee zwei Maxima, eins im Juni, ein sekundäres im Herbst (September bis November).

Im Zürichersee hat LOZERON (1902) zwei Maxima im Juni - Juli und im November gefunden.

STEINER (1911) gibt an, dass die Art in den Seen der Faulhornkette im Berner Oberland dizyklisch ist.

HUBER (1905) sagt, dass sie im Gebiete der Montiglerseen (Südtirol) zwei Maxima, im November bis Februar und im Juni bis September, hat.

WOLF (1905) unterscheidet drei verschiedene Formen von *C. strenuus*, nämlich:

I. Die rein pelagische Form. Eine einzige Fortpflanzungsperiode im Mai. Ausgewachsene Tiere fehlen im Herbst und Winter vollständig.

II. Die Form unserer kleineren Seen und Teiche. 6–7 Maxima und Fortpflanzungsperiode während verschiedener Jahreszeiten.

III. Die Winterform. Fortpflanzung im Winter. "Sie findet sich meist in Teichen, die den Sommer über trocken gelegt sind, im Winter aber mit Wasser angefüllt werden."

Nach SCHAUSS (1908) pflanzt sich die Art in der Gegend von Bonn im Winter fort.

SCHIEFFELT (1908) gibt an, dass sie im Titisee monozyklisch ist mit Fortpflanzung im Februar bis April und Maximum ausgewachsener Tiere im Dezember. Die Abweichung von WOLFS oben angegebener pelagischer Form ist sehr augenfällig. WOLF meint jedoch unter Hinweis auf HÄCKER (1902), dass eben diese Form im Titisee vorliegt. HÄCKERS Beobachtungen sind indessen nur an oberflächlichen Proben angestellt worden und dürften kein sicheres Bild von dem Leben von *C. strenuus* gewähren.

ZSCHOKKE (1900) fand in dem oberen Arosasee (1,740 m) nur ein Maximum.

KLAUSENER (1908) gibt für den hoch (2,230 m) belegenen Roschkilsee Fortpflanzung während des Herbstes und Frühlings an. Die Fort-

gleichfalls deutlich ausgezogene Ecken am 4. und 5. Cephalothoraxsegment haben, z. B. 'forma *abyssorum*'. Hierfür sprechen vor allem die Masse, die BURCKHARDT für die Länge der verschiedenen Teile des Tieres liefert, welche nicht mit LILLJEBORGs und SARS' Beschreibungen und den Figuren von *C. scutifer* übereinstimmen.



pflanzung beginnt Ende Oktober. Wahrscheinlich ist es dieselbe Fortpflanzungsperiode, die im Frühling abgeschlossen wird.

Die obige Zusammenstellung zeigt, dass *C. strenuus* sich sehr verschieden in verschiedenen Gegenden und auf verschiedenen Lokalen verhält. Da man nicht weiss, bis zu welchem Grade die Formen der verschiedenen Autoren rein morphologisch übereinstimmen, und im übrigen auch nicht weiss, wie weit biologisch verschieden die verschiedenen *strenuus*-Formen sind, so wird ein Vergleich zwischen diesen und der Spitzbergener Form oder zwischen ihnen untereinander wenig lohnend.

Formen, die bezüglich der Anzahl Generationen (1) und der Verlegung der Fortpflanzung ausschliesslich in die kalte Jahreszeit mit der Spitzbergener Form übereinstimmen, finden wir in Grönland, Schweden, Dänemark, dem mitteleuropäischen Tieflande und den Alpen. Wenigstens in Mitteleuropa und in den Alpen finden sich ausserdem Formen, die in diesen beiden Hinsichten von der Spitzbergener Form abweichen.

In Übereinstimmung mit der Spitzbergener Form geben WESENBERG-LUND und BURCKHARDT an, dass das Maximum für die Männchen früher eintritt als das für die Weibchen, und dass die Anzahl der Eier im Frühling grösser ist als im Herbst.

Was die Grösse betrifft, so ist die Spitzbergener Form kleiner als diejenigen Formen LILLJEBORGs (Frühlingsform und *C. abyssorum*), denen sie am meisten ähnelt. Nach LILLJEBORG sind diese ca. 2 mm bzw. 1,7—2,3 mm gross, die Spitzbergener Form im allgemeinen nur 1,48—1,65 mm und in Ausnahmefällen (siehe S. 485 u. 492) 1,68—1,90 (1,95) mm. SCHAUSS gibt die Grösse in Mitteleuropa als bis zu 3,2 mm an.

Auch die Eianzahl ist südwärts grösser als auf Spitzbergen. So gibt WESENBERG-LUND für den Frühling ca. 40, für den Herbst 16—20 Eier in jedem Eiersack an, während auf Spitzbergen die Eianzahl im Frühling 10—15, im Herbst 6—8 ist. Nur die allerspätsten Frühlingsindividuen in See XXI haben 19—22 Eier. Bemerkenswert ist, dass in diesem Falle sowohl Körpergrösse als Eianzahl am grössten während der wärmsten Jahreszeit (und auf dem wärmsten Lokal!) ist.

### Vorkommen.

Wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, kommt *Cyclops strenuus* auf Spitzbergen nur in grösseren, im Winter nicht ausfrierenden Gewässern vor. Er ist eine reine Planktonart.

### 9. *Cyclops crassicaudis* G. O. Sars.

Syn.: *Cyclops crassicaudis* G. O. Sars: Oversigt af de indenlandske Ferskvands-copepoder, S. 40. Videnskabselsk. Forhandl. 1862, Christiania 1863.

*Cyclops Brucei* Th. Scott: Report on the Marine and Freshwater Crustacea from Franz Josef Land, coll. by Mr. W. Bruce, of the Jackson-Harmsworth Expedition. The Journal of the Linnean Society. Zoology. Vol. 27, S. 93—94. Pl. 6, Fig. 1—6. London 1899—1900.

Systematische Stellung, Synonymen. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen, Verbreitung.

#### Systematische Stellung, Synonymen.

*Cyclops crassicaudis* von Spitzbergen stimmt vollständig mit den Exemplaren aus der Uppsalaer Gegend überein, die sich in LILLJEBORGS reichen Entomotracheensammlungen finden, und mit denen ich die erstere verglichen habe. Dagegen weicht sie, in Übereinstimmung mit den LILLJEBORGSchen Exemplaren, von den Zeichnungen MRÁZEKS (1893) in einigen Einzelheiten ab.<sup>1</sup> So sind an MRÁZEKS Zeichnung (Tab. 6, Fig. 5) des inneren Astes von P. 4 beim Weibchen die apikalen Dorne ungefähr gleichlang. Sowohl bei der Spitzbergener als bei der Uppsalaer Form ist dagegen der äussere Apikaldorn bedeutend kürzer als der innere. Dies sowohl beim Weibchen als beim Männchen in Übereinstimmung mit LILLJEBORG (1901). Das Verhältnis zwischen äusserem und innerem Dorn ist für die betreffenden Formen:

Spitzbergener Form: ♀ 9:12, ♂ 7:12.

Uppsalaer Form: . . ♀ 7:10,5, ♂ 6:11.

Diese Zahlen zeigen, dass das Verhältnis zwischen den Dornen beim Weibchen wie beim Männchen so gut wie vollständig dasselbe für diese beiden Formen ist, sowie dass die Dorne bei den Spitzbergener Exemplaren etwas länger sind als bei den Uppsalaer.

Die Exemplare von diesen beiden Lokalen weichen auch von MRÁZEKS Figur von P. 5 (Tab. 6, Fig. 6) dadurch ab, dass das basale Glied dieses Beinpaars bei ihnen bedeutend breiter ist, als diese Figur angibt.

Im übrigen scheinen die Spitzbergener Exemplare etwas kürzeren

<sup>1</sup> Nach VAN DOUWE (1903) gibt jedoch MRÁZEK selbst im Texte an, dass diese Figur fehlerhaft wiedergegeben worden sei (»Zeichenirrtum bei Herstellung der Figurentafel«). Selbst kann ich von MRÁZEKS Text nicht Kenntnis nehmen, da er auf tschechisch(?) abgefasst ist. VAN DOUWE gibt an, dass die Dorne sich wie 2:3 verhalten, was ja ungefähr mit meinen Exemplaren übereinstimmt.

apikalen Dorn an dem inneren Ast von P. 1 zu haben als die Uppsalaer. Das Verhältnis der Länge des Dornes zur Länge des 3. Gliedes ist bei den betreffenden Exemplaren:

Spitzbergener: ♀ 10:7,5, ♂ 11:7,5.

Uppsalaer: . . ♀ 11,5:7,75, ♂ 13:7,75.

Aus diesen Zahlen ist auch ersichtlich, dass dieser Dorn beim Männchen länger ist als beim Weibchen..

Von VAN DOUWES Angaben (1903) weichen sowohl die Spitzbergener als die Uppsalaer Exemplare darin ab, dass das 2. Basalsegment sowohl des 3. als des 4. (nicht nur des 4.) Beinpaares an der Wölbung der Innenseite mit feinen Härchen oder Dornen versehen ist. Die Männchen entbehren dieser, wie VAN DOUWE richtig angibt.

Ein wichtigeres sexualdimorphistisches Merkmal scheint mir jedoch die Anordnung des Dornes an der Spitze des inneren Astes von P. 3 beim Männchen zu sein. Er ist nämlich an der Basis flexibel und weist schräg einwärts nach der Mitte des Tieres hin (Fig. 31). Beim Weibchen ist er von gewöhnlichem Aussehen.

Die Länge bei den Spitzbergener Exemplaren beträgt ♀ 0,86—1,02 mm, ♂ 0,68—0,83 mm ohne Furkalborste.

Die Anzahl der Eier beträgt ca. 12 in jedem Eiersack.

*Cyclops crassicaudis* ist zuerst von G. O. SARS 1863 beschrieben worden. Die Art wurde in Schweden von LILLJEBORG 1875 wiedergefunden, aber von ihm erst 1901 beschrieben. Schon 1893 hat jedoch MRÁZEK sie in Böhmen gefunden und von dort beschrieben. VAN DOUWE gibt sie 1903 für Deutschland an.

Hierzu kommt, dass SCOTT sie sicherlich in Proben von Franz-Josephs Land gefunden hat. Es verhält sich hiermit folgendermassen.

1899 beschreibt SCOTT unter Beigabe von Abbildungen eine neue *Cyclops*-Art von Franz-Josephs Land, die er *Cyclops Brucei* sp. n. nennt (S. 93—94, Pl. 6, Fig. 1—6).

Aus der Beschreibung, die SCOTT liefert, nebst den Figuren geht indessen hervor, dass diese Art keine neue, sondern identisch mit *Cyclops crassicaudis* G. O. SARS ist. Die Identität ist auf den ersten Blick hin so augenfällig, dass eine nähere Prüfung sich erübrigen dürfte. Erwähnt sei nur, dass in allen den Punkten, Länge, A. 1, P. 1, P. 4 und Furka,

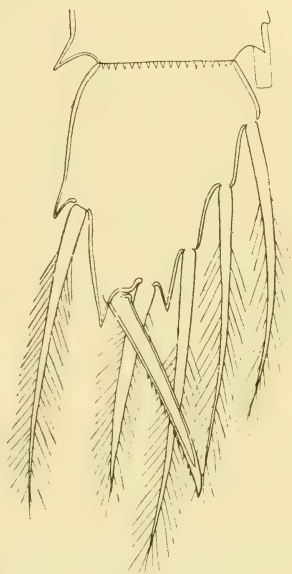


Fig. 31. *Cyclops crassicaudis* G. O. SARS. Drittes Glied des inneren Astes von P. 3. ♂.



die SCOTT beschreibt und abbildet, die Übereinstimmung vollständig ist, wenn man eine Angabe im Text ausnimmt, die sich auf A. 1 bezieht, und die übrigens der eigenen Figur SCOTTS (Fig. 2)<sup>1</sup> widerstreitet, sowie dass eine Borste an der Aussenseite des 3. Gliedes des inneren Astes von P. I fehlt (Fig. 3). Da die Borstenanzahl hier bei der ganzen Gattung *Cyclops* konstant und gleich ist, dürfte SCOTTS Angabe als fehlerhaft oder wenigstens als bestätigungsbedürftig anzusehen sein. Der für *C. crassicaudis* sehr charakteristische Bau von P. 1 im übrigen stellt jedoch die Identität ausser allen Zweifel.

SCOTT sagt selbst von der Art: "In some respects *Cyclops Brucei* resembles *Cyclops bisetosus* REHBERG, but in that species the antennules are 17-jointed; the armature of the swimming-feet also differs somewhat, and especially as regards the first pair.

Hab.: Pond near Elmwood, Cape Flora; not uncommon."

Es ist wahrscheinlich, dass *Cyclops crassicaudis* SARS SCOTT überhaupt nicht bekannt gewesen ist. Dass er diese Art bei der Bestimmung seiner eigenen nicht vor Augen gehabt hat, ist ganz klar.

SCOTT (bei NORMAN 1903) findet später *C. brucei* in Proben von Vadsö im nördlichsten Norwegen wieder. Er sagt von ihnen: "These are identical with those from which the species was described and which were obtained in a pond at Elmwood, near Cape Flora, Franz-Josef Land", und berichtigt die frühere fehlerhafte Beschreibung von A. 1. Ohne Zweifel beziehen sich auch diese Funde auf *C. crassicaudis*, dessen nördliches Ausbreitungsgebiet hierdurch bessere Kontinuität in der Weise erhält, wie man es rein theoretisch erwarten sollte.

Ausser diesen Funden halte ich es, nach meiner Konstatierung der Art auf Spitzbergen, für wahrscheinlich, dass RICHARD (1898) in Proben, genommen in Sassendalen den 24. August, es mit *Cyclops crassicaudis* zu tun gehabt hat. Er sagt selbst diesbezüglich: "Les mares des collines du Colorado, sur la rive droite de la Sassendal, contenaient peu de choses — — — et de jeunes *Cyclops* dont l'un (*C. bisetosus* probablement) hébergeait un Cysticercoïde dans la région dorsale du thorax". Es besteht kaum ein Zweifel darüber, dass dieser Fund sich auf *C. crassicaudis* bezieht. Siehe weiter Abt. C.

Obwohl es nicht an und für sich beweisend ist, kann ich im übrigen erwähnen, dass ich sehr oft Cysticercoïden eben in *C. crassicaudis* von diesem Gebiet her beobachtet habe.

#### Fortpflanzungsverhältnisse.

Versucht man, die Fortpflanzungsverhältnisse von *Cyclops crassicaudis* auf Spitzbergen festzustellen, so stösst man auf dieselbe Schwierigkeit

<sup>1</sup> Berichtigt von SCOTT (bei NORMAN 1903).

wie bei *C. strenuus*: Serienproben von einem und demselben Lokal fehlen für die ganze Vegetationsperiode. Dieser Übelstand wird jedoch erheblich verringert dadurch, dass von mehreren Lokalen Proben aus verschiedenen Zeiten vorliegen, sowie dadurch, dass die Anzahl der Lokale so verhältnismässig gross ist. Ausserdem ermöglicht es ein Vergleich mit der Fauna des Lokals im übrigen, zu bestimmen, in welchem Stadium der Entwicklung das Lokal überhaupt sich befindet.

Gewässer	Datum	Nauplien	Juv.	♀	♂
II	10/7	?	—	× <sup>1</sup>	×
IV	16/7	?	×	—	×
V	16/7	×	×	—	—
VI	21/7	—	×	×	×
VIII	22/7	—	—	× <sup>1</sup>	×
XVI	28/7	×	×	×	×
XVII	31/7	×	×	—	—
VIII	5/8	—	×	—	—
X	5/8	—	×	—	—
III	8/8	—	×	—	—
IV	8/8	—	×	—	—
XXII	21/8	—	×	—	×
XXIII	21/8	—	×	—	—
XXI	22/8	—	×	—	×
XXI	12/9	—	—	×	—
XXIV	12/9	—	×	×	—

Die vorstehende Tabelle zeigt die verschiedenen Funde von *C. crassicaudis*, geordnet nach den Fangdaten. Die Entwicklungsfolge ist bereits hier leicht abzulesen, würde aber noch mehr an Übersichtlichkeit gewinnen, wenn man stattdessen die Angaben danach ordnete, wie weit die Entwicklung fortgeschritten ist. So z. B. repräsentiert Tümpel V d. 16/7 ein späteres Stadium als z. B. Teich IV vom selben Datum.

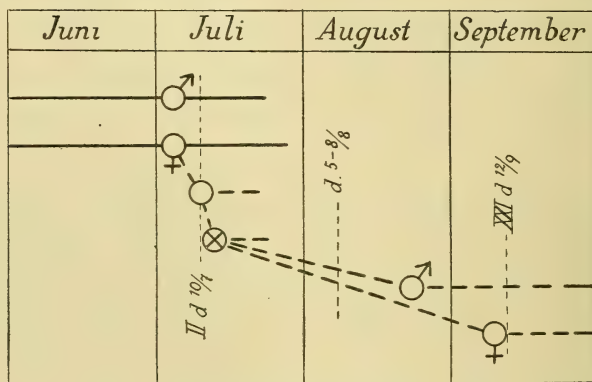
Die Tabelle zeigt, dass in der frühesten Probe nur ausgewachsene Weibchen mit Eiern und Männchen vorhanden sind, dass in den darauffolgenden alte Weibchen und Männchen verschwinden, während Nauplien und junge Individuen aufzutreten beginnen. Später verschwinden auch die Nauplien, und nur junge Exemplare finden sich, bis in den letzten Proben Männchen und in den allerletzten Weibchen wieder auftreten und die jungen Individuen fast ausgewachsen sind (11 Glieder in A. I haben).

<sup>1</sup> Mit Eiern.

Der Entwicklungsverlauf ist offenbar folgender: Frühzeitig im Frühling findet die Fortpflanzung statt, worauf sowohl Weibchen als Männchen sterben. Im Laufe des Sommers erreichen die aus den Eiern hervorgegangenen Jungen allmählich das Stadium der vollen Ausbildung. Dies trifft für die Männchen frühestens Ende August, für die Weibchen erst Anfang September und noch später ein.

Dass nicht wie bei *C. strenuus* die Fortpflanzung schon im Herbst stattfindet, geht daraus hervor, dass im Frühling während der Fortpflanzungszeit (wenn die Weibchen Eier haben) keine Nauplien vorhanden sind, sowie daraus, dass noch so spät wie am  $12/9$  nicht alle Exemplare ausgewachsen sind. Im Gegensatz zu *C. strenuus*, der seine Entwicklung während des Winters fortsetzt, bewohnt nämlich *C. crassicaudis* solche Gewässer, welche ausfrieren, wodurch jede Entwicklung während des Winters unmöglich gemacht wird. Man muss also annehmen, dass die Exemplare, die im Spätherbst ausgewachsen sind, überwintern, um erst im Frühling sich fortzupflanzen. Die Vegetationsperiode wird also von einer einzigen Generation eingenommen, die aus den Eiern im Frühling hervorgeht und im Herbst ausgewachsen ist. Sie überwintert als ausgewachsen<sup>1</sup> und pflanzt sich im nächsten Frühling fort.

Das folgende Schema zeigt den Entwicklungsverlauf.



*Cyclops crassicaudis.*

Versucht man nun *C. crassicaudis* auf Spitzbergen mit südlicheren Kolonien derselben Art zu vergleichen, so hat man nur eine geringe Anzahl von Angaben, auf die man sich stützen kann. Diese sind ausserdem wenig detailliert.

<sup>1</sup> Ganz oder nahezu. Tümpel VI und VIII d.  $21-22/7$  deuten darauf, dass auch nicht ganz ausgewachsene Tiere überwintern können.



Der Forscher, der sicherlich die Art am besten gekannt hat, sowohl in der grössten Anzahl von Exemplaren als auch mit der grössten Anzahl von Lokalen und Fangdaten, war zweifellos LILLJEBORG. Ihm war die Art bereits 1875 von Norrland (Öfvertorneå, Nederkalix) bekannt. Seit 1877 hat er sie so gut wie alljährlich bei Uppsala gefangen und sie 1882 aus Västmanland erhalten. Er sagt, dass die Art bei Uppsala "während des Spätherbstes, Winters und zeitigen Frühlings auftritt, obwohl ich sie bisweilen dort im Mai gefangen habe; und das Weibchen habe ich dort vorzugsweise während Oktober, November und Dezember — besonders während des letztgenannten Monats — und sehr selten während des zeitigen Frühlings angetroffen".

Ich bin das Material der Art durchgegangen, das sich in LILLJEBORGs grossartigen Sammlungen findet, und habe Weibchen mit Eiern und Männchen in Proben angetroffen, die während der Zeit von Ende August bis Anfang Mai genommen worden sind. Dies, was die Uppsalaer Gegend betrifft. In Proben von Norrland, genommen <sup>21-25</sup>/<sub>6</sub>, finden sich gleichfalls sowohl Weibchen als Männchen. Nicht ausgewachsene Exemplare fehlen leider in den Proben.

Es geht hieraus hervor, dass *C. crassicaudis* in der Uppsalaer Gegend seine Fortpflanzung in den Wintermonaten hat, mit grösserer oder geringerer Verschiebung nach Herbst und Frühling hin.

In Norrland scheint die Fortpflanzung während des zeitigen Frühlings ganz wie auf Spitzbergen einzutreffen.

Auch in Deutschland, wo VAN DOUWE ihn aus dem Flussbett der Isar bei München erhalten hat, "wo er bei ca.  $1\frac{1}{2}$  m Wasserhöhe in zahlreichen Exemplaren aus dem Bodenschlamme gepumpt wurde", scheint die Fortpflanzung in den Winter verlegt zu sein. Proben, die sowohl Weibchen mit Eiern als Männchen enthalten, sind nämlich während des Januars genommen worden.

SARS (1863), der die Art "bei Sognsvandet in Wasserpflützen gefunden hat, die bei dem höheren Wasserstand im Frühling gebildet worden sind", gibt über ihre Fortpflanzung nichts an.

SCOTT hat auf Franz-Josephs Land in einem "pond near Elmwood, Cape Flora" Weibchen mit Eiern gefunden, gibt aber nicht an, in welcher Jahreszeit sie gefangen wurden. Da die übrigen Proben von Cape Flora teils im Sept. 1896, teils im Juli 1897 genommen worden sind, ist es, den Verhältnissen auf Spitzbergen nach zu urteilen, wahrscheinlich, dass diese Weibchen mit Eiern während des Juli, d. h. im Frühling, erbeutet worden sind, und dass Fortpflanzung usw. auf Franz-Josephs Land auf die gleiche Weise wie auf Spitzbergen verlaufen.

Hiermit stimmt auch SCOTTS Angabe (bei NORMAN 1903) überein, dass die bei Vadsö gefangenen Exemplare Eier trugen. Sie sind nämlich im Juni oder Juli gefangen worden.

Was die Anzahl der Eier betrifft, so haben die Spitzbergener

Exemplare ca. 12 Eier in jedem Eiersäckchen; Exemplare von Uppsala in einigen Proben ca. 20, in einigen anderen 30—40 bis zu 42 Eier. VAN DOUWE gibt für seine Exemplare eine Anzahl von gewöhnlich 20 bis zu 24 Eiern an, während MRÁZEK in Böhmen höchstens 12 Eier in jedem Säckchen gefunden hat.

Was die Grösse betrifft, so ist die Spitzbergener Form ♀ 0,86—1,02 mm, ♂ 0,68—0,83 mm lang. LILLJEBORG gibt für seine Exemplare 1,1 mm und 0,74—0,88 mm an. Bei MRÁZEKS Exemplaren besass das Weibchen eine Länge von 0,95 mm.

SARS gibt die Länge für das Weibchen zu 0,90—1,10 mm an.

VAN DOUWE teilt keine Masse mit.

SCOTT gibt für Franz-Josephs Land die Länge des Weibchens zu 1,1 mm an.

### Vorkommen und Verbreitung.

*C. crassicaudis* ist auf Spitzbergen eine Randvegetationsform und stellt als solche ungefähr dieselben Forderungen an seine Lokale wie *Macrothrix arctica*. Er kommt m. a. W. in der lockeren Moosvegetation vor, die in der Regel sowohl kleine als grosse Gewässer einfasst, sowie auch zwischen Phanerogamenvegetation, wo submerse vorhanden ist. Er tritt sporadisch in Plankton besonders gegen das Ende der Vegetationsperiode hin auf (vgl. das Auftreten von *Chydorus sphaericus* in Plankton, S. 463).

Er fehlt vollständig in Gewässern, wo Moosvegetation nicht vorkommt oder sehr spärlich ist, z. B. im Reliktsee, in den Kleinseen XXVII und XXVIII, den Tümpeln XIII und XIV. Desgleichen fehlt er in brackigem und salzigem Wasser.

Das Vorkommen der Art innerhalb aller der von mir untersuchten Gebiete und in allen Gewässern des oben beschriebenen Typus innerhalb derselben beweist, dass für sie auf Spitzbergen grosse Verbreitungsmöglichkeiten bestehen. Ob es hierbei die Tiere selbst oder die im Frühling auftretenden Eier sind, die sich verbreiten, und wie diese Verbreitung geschieht, lässt sich nicht gut sagen. Möglicherweise kann das Vorkommen der Art in anderen nicht arktischen Gegenden hierbei einen Anhaltspunkt gewähren.

Wir haben nun gefunden, dass sie in Europa im übrigen sehr sporadisch vorkommt. Da sie keine besonderen Ansprüche an die Lokale, die sie bewohnt, zu stellen scheint, so deutet dies darauf hin, dass die Verbreitungsmöglichkeiten sehr gering sind und Verbreitung nur in Ausnahmefällen stattgefunden hat. Auf Verbreitung mittelst Vögel, die ja ebenso leicht in Europa wie auf Spitzbergen muss geschehen können, dürfte daher ihre grosse Verbreitung innerhalb dieses letzteren Gebiets nicht zurückgeführt werden können. Dagegen ist es meines Erachtens

recht wahrscheinlich, dass während des Winters, wo Niedrigwasser herrscht und also die Randvegetation, in welcher *C. crassicaudis* sich aufhält, oft mehr oder weniger trocken liegt, die eingefrorenen Tiere — *C. crassicaudis* überwintert nämlich in solchen kleinen, ausfrierenden Gewässern — von dem Winde weite Strecken über die ebenen Schneefelder hin geführt werden können. Ein solches Zusammenwirken von Wind und Kälte lässt sich nicht gut in Europa denken.

Sein erstes Auftreten auf Spitzbergen dürfte dagegen auf Verbreitung durch Vögel beruhen.

Ausser auf Spitzbergen ist *C. crassicaudis* auf Franz-Josephs Land (SCOTT 1899–1900, *C. brucei*, siehe oben), im nördlichsten Norwegen (SCOTT bei NORMAN 1903, *C. brucei*), in Norwegen in der Christianiaer Gegend (SARS 1863), in Schweden (Norrbotten und Mittelschweden, LILL-JEBORG 1901), Deutschland (Flussbett der Isar, VAN DOUWE 1903, Schwarzwald, WOLF, KLEIBER 1911, Niederreihungebiet, FARWICK 1916), Böhmen (MRÁZEK 1893, SCHMEIL 1898) gefunden worden.

In Anbetracht dessen, dass die *Cyclops*-Arten in Europa recht wohl bekannt sind, erscheint diese Verbreitung sehr eigentümlich.

#### 10. *Marænobiotus brucei* (RICHARD).

Aussehen. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen.

##### Aussehen.

*M. brucei* ist zuvor von RICHARD (1898) beschrieben worden. Da RICHARD nur Weibchen kannte und seine Beschreibung in einigen Einzelheiten nicht völlig korrekt ist, so habe ich in einer kürzlich erschienenen Arbeit eine erneute Beschreibung der Art gegeben und sie dabei mit den übrigen Arten dieser Gattung verglichen. Hier begnüge ich mich damit, auf diese Arbeit zu verweisen (OLOFSSON 1917 a).<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Da BREHM (1917), nachdem dieser Aufsatz geschrieben war, einen Vergleich zwischen den drei Arten *M. brucei* (RICHARD), *vej dovskiji* MRÁZEK und *danmarki* BREHM vorgenommen hat, will ich kurz diesen berühren. Eine nähere Prüfung von BREHMS »Vergleichende Übersicht« nehme ich nicht vor, sondern verweise ich auf meinen oben erwähnten Aufsatz (1917 a). Hier will ich nur kurz das Resultat berühren, zu dem BREHM kommt. Er sagt (S. 622): »Da die verwendeten Merkmale zumeist quantitativer Natur sind, müsste sich notwendigerweise fast jede individuelle Variation als Annäherung an den *Danmarki*- bzw. *Vej dovskiji*-Typus äussern. Bei der Untersuchung individuenreicher Populationen werden sich daher wohl solche Formen finden lassen, die als Übergang zu den nächststehenden Arten gedeutet werden können. Wenn man aber die Variationskurven für die einzelnen Merkmale konstruierte, so ergäben sich gewiss — wie schon die Erfahrungen an wenigen Exemplaren lehren — bei den grönländischen und spitzbergischen Kolonien ganz verschiedene Kurvengipfel. Ob nun auch Kolonien existieren, bei denen die



## Fortpflanzungsverhältnisse.

Gewässer	Datum	Nau- nuplien	Meta- nau- nuplien	Juv.	♀	♂
II. Pr. 19 . . . . .	10/7	×	—	—	—	—
II. Pr. 20 . . . . .	10/7	×	×	×	—	—
III. . . . .	15/7	×	×	×	—	—
IV . . . . .	16/7	×	×	—	—	—
V . . . . .	16/7	×	×	×	—	—
VI . . . . .	21/7	×	×	×	—	—
VIII . . . . .	22/7	—	—	×	—	—
XVI. Pr. 122 . . .	28/7	—	—	×	×	×
XVI. Pr. 119 . . .	28/7	—	—	—	×	×
XVII . . . . .	31/7	—	—	—	×	×
XIX . . . . .	3/8	—	—	—	×	×
VIII . . . . .	5/8	—	—	—	×	×
III . . . . .	8/8	—	—	—	×	×
IV . . . . .	8/8	—	—	—	×	×
XXVII . . . . .	16/8	—	—	—	×	×
XXVI . . . . .	16/8	—	—	—	×	—
XXII . . . . .	21/8	—	—	—	×	—
XXIII . . . . .	21/8	—	—	—	×	×
XXIV . . . . .	12/9	—	—	—	×	—

Die obige Tabelle liefert eine in zeitlicher Folge geordnete Darstellung der Proben, in welchen *M. brucei* vorkommt.

betreffenden Kurvengipfel eine Zwischenlage einnehmen, muss durch künftige Untersuchungen ermittelt werden, die sich in erster Linie damit befassen müssen, individuenreiche Populationen von tunlichst vielen, räumlich getrennten Fundorten zu untersuchen. Vorläufig dürfte die Annahme, *brucei* und *Danmarki* seien zwei morphologisch und geographisch getrennte Formen, den tatsächlichen Verhältnissen am nächsten kommen.»

Es erscheint eigentümlich, dass BREHM, um diese Arten zu scheiden, genötigt gewesen ist, auf hypothetische »Variationskurven«, »Kurvengipfel« usw. zu verweisen, und es scheint mir dies gegen die Berechtigung, diese beide Formen als verschiedene Arten aufzuführen, zu sprechen. Anstatt dieser unfruchtbaren Betrachtung würde man berechtigt gewesen sein, einen eingehenden Vergleich zwischen diesen Arten zu erwarten unter Berücksichtigung aller Körperteile, u. a. auch der Mundteile, die bei *M. danmarki* noch unbeschrieben sind. Der vorliegende Vergleich scheint mir einen sehr geringen Wert zu haben und keine Antwort auf die Frage der Artberechtigung von *M. danmarki* zu liefern, obwohl man eine Antwort gerade von BREHM erwarten müsste, nachdem er *M. brucei* kennen gelernt hatte. Charakteristisch für die Weise, in der BREHM Harpacticiden-Systematik betreibt, ist übrigens seine Erwähnung des für die Wissenschaft neuen Männchens von *M. brucei*.

<sup>1</sup>  $\underbrace{\quad\quad\quad}$  = kopulierend.



auch dafür, dass diese ungefähr gleichzeitig aus überwinternden Eiern hervorgegangen sind.

*M. brucei* hat auf Spitzbergen eine einzige Generation, die im Frühling aus den überwinternden Eiern hervorgeht, sich erst spät im Herbst fortpflanzt und stirbt, nachdem sie Eier gebildet hat, welche überwintern.

Da *M. brucei* ausschliesslich in arktischen Gegenden gefunden worden ist (siehe unten), dürfte seine Lebensweise auf allen bisher bekannten Lokalen mit der der Spitzbergener Form übereinstimmen. RICHARD und BREHM liefern keine Angaben hierüber.

SCOTT (1899), der sicherlich diese Art auf Franz-Josephs Land gefunden hat, obwohl er sie *M. vej dovskji* MRÁZEK nennt (vgl. OLOFSSON 1917 a), sagt bezüglich derselben folgendes: "The species was moderately frequent in freshwater pools near Elmwood, Cape Flora. A few of the females carried ova, but a considerable proportion of the specimens was more or less immature."

SCOTT teilt nicht mit, zu welcher Zeit die Proben genommen worden sind. Für einige andere nahe Cape Flora erbeutete Formen gibt er an, dass sie entweder Anfang September 1896 oder auch im Juli 1897 gefangen wurden. Vergleiche mit den Verhältnissen auf Spitzbergen machen es wahrscheinlich, dass die Art in aus diesen beiden Zeiten herstammenden Proben gefunden worden ist, und zwar Weibchen mit Eiern in Anfang September genommenen Proben und "specimens more or less immature" während des Juli. Dies wird um so wahrscheinlicher, als Männchen in den Proben fehlen und wir bei der Spitzbergener Form sehen, dass Männchen nur von den letzten Tagen des Juli an bis Ende August, d. h. hauptsächlich während der ersten Hälfte des August, auftreten. Obwohl ich mich hierbei eines Zirkelschlusses schuldig mache, kann ich nicht anders finden, als dass diese Funde von wahrscheinlich während des September erbeuteten Weibchen mit Eiern ihrerseits meine obige Annahme bestätigen, dass *M. brucei* im Spätherbst die Fortpflanzung mit der Erzeugung von Eiern abschliesst.

Für die übrigen *Marænobiotus*-Arten fehlen gleichfalls biologische Daten vollständig.

Durch Prüfung von LILLJEBORGS Typen für *M. insignipes* habe ich jedoch gefunden, dass sowohl Weibchen als Männchen von dieser Art bei Kap Sopotschnaja Korga, an der Mündung des Jenissej, den  $21/8$  1875 gefunden worden sind, also in derselben Jahreszeit, in welcher Weibchen und Männchen auf Spitzbergen auftreten.



### Vorkommen.

*M. brucei* gehört der Moosfauna an und kommt innerhalb derselben gewöhnlich sowohl in der litoralen als in der terrestren Moosvegetation vor. Er ist selten oder fehlt in Teilen der terrestren Moosvegetation, die mehr kompakt und wasserarm sind, gleichwie er auch in der spärlichen und armen litoralen Moosvegetation, die die Ufer einiger Gewässer bekleidet, selten ist oder fehlt. In reichlicher litoraler und wohldurchtränkter terrestrer Moosvegetation kommt er gewöhnlich überall vor. In freiem Wasser, auch in den kleinsten und seichtesten Gewässern, fehlt er vollständig.

Er ist also eine ausgesprochnere Vegetationsform als *Chydorus sphaericus* (siehe S. 462). Hierauf deutet teils sein Auftreten auf einigen wasserarmen Mooslokalen, wo *Chydorus* fehlt, teils der Umstand, dass er nie in Plankton vorkommt. Seine Wahl von Lokalen scheint, den wenigen zugänglichen Angaben nach zu urteilen, mit der der übrigen *Maræno-biotus*-Arten übereinzustimmen. So z. B. ist *M. insignipes* laut Aufzeichnungen von LILLJEBORG in "einem Teich nahe dem Laxa elf" gefangen worden.

Für *M. vej dovskji* gibt MRÁZEK an, dass er zahlreich vorhanden war, "wo sich nur zwischen Moos etwas Wasser zeigte".

Abgesehen von Spitzbergen, wo RICHARD (1898) ihn zuerst gefunden hat, ist *M. brucei* von BREHM (1911) und HABERBOSCH (1916) mit Fragezeichen für Grönland angeführt, und sicherlich ist er von SCOTT (1899) auf Franz-Josephs Land gefunden worden (vgl. OLOFSSON 1917 a).

### 11. *Tachidius longicornis* OLOFSSON.

Aussehen. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen.

#### Aussehen.

*Tachidius longicornis* ist neulich (1917 a) ausführlich von mir beschrieben worden, auf welche Beschreibung ich hier verweise. Die Art steht systematisch *Tachidius incisipes* Klie (1913) sehr nahe.

Von Interesse ist, dass sie recht beträchtlich an Grösse auf verschiedenen Lokalen variiert, je nachdem sie in brackigem oder in süßem Wasser vorkommt. In brackigem Wasser ist sie bedeutend grösser, ♀ 1,00—1,06 mm, ♂ 0,92 mm, als in süßem, ♀ 0,63—0,67 mm, ♂ 0,56—0,63 mm (in Reliktsee) ♀ 0,76—0,81 mm, ♂ 0,75—0,76 mm (in den übrigen

Gewässern). Sie stimmt hierin mit den übrigen Arten, die sowohl in brackigem oder salzigem als in süßem Wasser vorkommen, überein, z. B. *Eurytemora raboti* (S. 470), *Tachidius spitzbergensis* (S. 511) u. a.

### Fortpflanzungsverhältnisse.

Gewässer	Datum	Nauplien	Juv.	♂	♀ Mit Eiern	♀ Ohne Eier
XIII	25/7	×	—	—	×	×
XIV	25/7	×	—	×	×	×
XXI	3/8	—	—	×	×	×
Reliktsee	13/8	—	—	×	×	×
XXI	21/8	—	—	—	×	×
XXI	12/9	—	—	—	—	×
XXIV	12/9	—	—	—	—	×

An der Hand obiger Tabelle, die in zeitlicher Folge die verschiedenen Stadien, die in den verschiedenen Proben vorkommen, auführt, scheint es leicht, die Entwicklung von *T. longicornis* zu rekonstruieren.

Die Tabelle zeigt, dass während einer langen Zeit, vom 25. VII. bis 21. VIII., die Fortpflanzung vor sich geht und sowohl Männchen als Weibchen, von denen ein Teil Eier trägt, vorhanden sind. In diesen Proben habe ich keine kopulierenden Paare beobachtet, weshalb die Kopulation, wie das im übrigen die Eiproduktion zeigt, schon abgeschlossen sein muss.

In den letzten Proben finden sich nur vereinzelte Weibchen ohne Eier. Männchen fehlen vollständig.

Nur in den frühesten dieser Proben habe ich jüngere Stadien und zwar nur Nauplien beobachtet, die ich mit Sicherheit dieser Art zuweisen kann.

Es will also scheinen, als wenn *T. longicornis* schon frühzeitig seine Fortpflanzung begönne, eine lange Zeit hindurch eiertragend wäre und im Spätherbst ausstürbe.

Dies würde an und für sich nichts Eigentümliches bedeuten, wenn nicht die Proben aus Tümpel XIII und XIV d. 25/7 ein bedeutend früheres Stadium im Verhältnis zu den übrigen repräsentierten, als das Fangdatum es angibt. Betrachten wir nämlich *Eurytemora raboti*, die sich auch in denselben findet, so finden wir, dass die Entwicklung soeben begonnen hat (S. 473 ff.), worauf auch die Temperatur- und die übrigen Verhältnisse mit Sicherheit hinweisen.

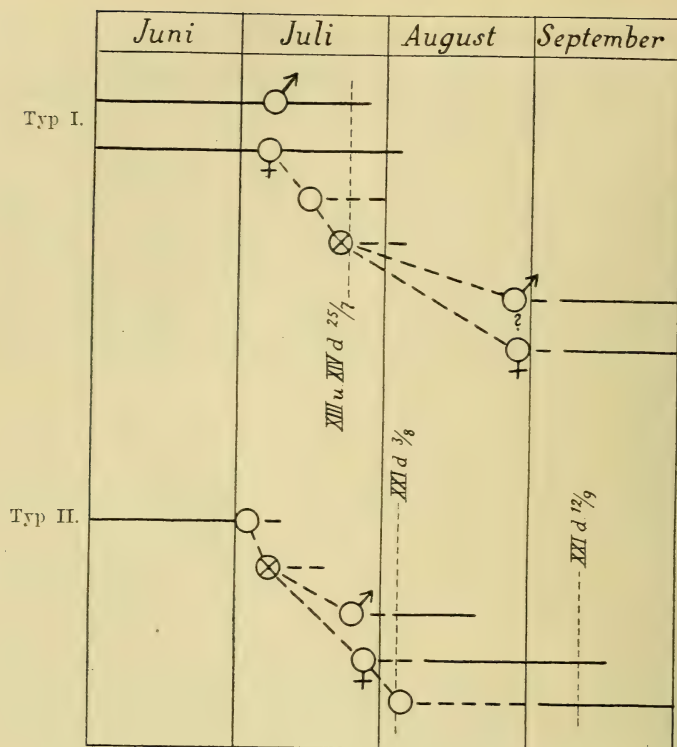
Die Weibchen mit Eiern und die Männchen, die in diesen Proben vorkommen, können also unmöglich in diesem Jahre geboren sein. Man muss es als sicher ansehen, dass sie überwintert haben, da eine während des Winters stattfindende Entwicklung in diesen seichten Teichen ausgeschlossen ist. Die Eiproduktion, die hier vor sich geht, würde also nicht den Beginn einer Fortpflanzungsperiode darstellen, die dann den Sommer hindurch in der Weise fortgeht, wie die Tabelle es angibt, sondern sie dürfte im Gegenteil den Abschluss einer solchen bilden. Sehr stark hierfür spricht auch, dass in Tümpel XIII Männchen fehlen. Bei den Copepoden sind nämlich die Männchen am zahlreichsten im Beginn der Fortpflanzungsperiode, wonach sie allmählich abnehmen und vor den Weibchen aussterben (vgl. *Cyclops strenuus* S. 495, *Eurytemora raboti* S. 475 u. a.).

Die Verhältnisse in Tümpel XIII und XIV lassen sich meines Erachtens nicht anders deuten, als dass ausgewachsene Weibchen und Männchen überwintert und während der Vegetationsperiode sich fortgepflanzt und Eier erzeugt haben, wonach in Teich XIII die Männchen gestorben sind. Aus einigen Eiern sind Nauplien hervorgegangen. Die Entwicklung wird sicherlich fortgehen, so dass die ausgewachsenen Tiere sterben und Nauplien aus allen Eiern entschlüpfen, die dann im Herbst auswachsen, wonach sie überwintern und sich im Frühling fortpflanzen. *T. longicornis* hat also in diesen Gewässern eine Generation, die zu Beginn einer Vegetationsperiode die Eier verlässt, während derselben auswächst, überwintert und sich im Beginn der nächsten Vegetationsperiode fortpflanzt (Typ. I).

Was die übrigen Proben betrifft, so repräsentieren sie offenbar einen anderen Typus. Von besonderer Wichtigkeit für die Beurteilung dieses letzteren ist, dass die Männchen gegen Ende der Vegetationsperiode verschwinden und auch die Weibchen dann sehr selten werden und nicht Eier tragen, sowie dass während der Zeit, welche die Proben umfassen, keine jungen Tiere vorhanden sind. Die Verhältnisse müssen hier so gedeutet werden, dass aus überwinternden Eiern (die Eier entwickeln sich nicht im Herbst, und die Tiere sterben dann aus und überwintern also nicht) im Beginn der Vegetationsperiode Nauplien hervorgehen, die bereits Ende Juli ausgewachsen sind und sich fortzupflanzen beginnen. Die Eiproduktion fährt im Laufe des August fort, wonach die Tiere sterben. Nur Eier überwintern (Typ. II).

Schematisch können diese beiden Typen auf folgende Weise veranschaulicht werden.



*Tachidius longicornis.*

Es will scheinen, als wenn Typ I an mehr extrem arktische Verhältnisse gebunden wäre als Typ II. Möglicherweise lässt sich dies in der Weise erklären, dass die kürzere Vegetationsperiode keine Zeit für Fortpflanzung und Eiproduktion nach beendetem Wachstum übrig lässt, weshalb diese erst im folgenden Frühling vor sich gehen müssen. Dies setzt indessen voraus, dass die hierdurch verursachte spätere Ausbrütung der Eier nicht in entsprechendem Grade die Entwicklung verzögert.

Dass, wenn überwinternde Eier gebildet werden (Typ II), diese so frühzeitig wie in der ersten Hälfte des August zum Ausschlüpfen kommen, kann möglicherweise dafür sprechen, dass sie eine mehr oder weniger zeitraubende Entwicklung vor der Überwinterung durchmachen müssen. Dieser Zeitverlust wird da durch Fortpflanzung im Frühling und unmittelbare Entwicklung der Eier zu Nauplien vermieden.

Die Anzahl der Eier bei *T. longicornis* beträgt 8—18. Eine Verschiedenheit in der Eianzahl bei Typ I und II habe ich nicht beobachtet.

### Vorkommen.

*T. longicornis* kommt sowohl in süßem als in brackigem Wasser vor. Seine Grösse auf verschiedenen Lokalen (siehe S. 507) gleichwie die Lage der Süßwasserlokale innerhalb Gebieten, die früher unter oder im Niveau des Fjords gelegen haben, deuten darauf hin, dass die Brackwasserform die ursprünglichere und die Süßwasserformen, wo sie vorkommen, Relikten sind (vgl. *Eurytemora raboti* S. 469 ff.).

In Süßwasser kommt die Art ferner nur in grösseren, relativ tiefen Gewässern (Reliktsee, See XXI) und in kleinen, vegetationsarmen, extrem arktischen Gewässern (Tümpel XIII, XIV) vor. Zusammen mit *Cyclops strenuus* und *Eurytemora raboti* bewohnt sie ausschliesslich die kältesten Gewässer und dürfte die stenothermste Kaltwasserform unter den Spitzbergener Entomostraceen sein.

Im Gegensatz zu den meisten übrigen Süßwasser-Harpacticiden scheint sie nur rein planktonisch vorzukommen. Ihr *Cyclops*-ähnliches Aussehen (siehe OLOFSSON 1917 a) deutet gleichfalls auf ihre Lebensweise hin.

### 12. *Tachidius spitzbergensis* OLOFSSON.

Aussehen. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen.

#### Aussehen.

*Tachidius spitzbergensis* ist neulich (1917 a) ausführlich von mir beschrieben worden, auf welche Beschreibung ich hier verweise. Er steht systematisch *T. discipes* GIESBRECHT (= *T. brevicornis* LILLJEBORG) sehr nahe.

Gleichwie *T. longicornis* variiert er an Grösse, je nachdem er in brackigem oder in süßem Wasser vorkommt, und zwar ist er gleich diesem u. a. (S. 507) grösser in brackigem Wasser. Die Brackwasserform erreicht eine Grösse von ♀ 0,91 mm, die Süßwasserform ♀ 0,71—0,81 mm. Das Männchen, betreffs dessen die Brack- und die Süßwasserform ineinander übergehen, variiert zwischen 0,76 und 0,84 mm.

#### Fortpflanzungsverhältnisse usw.

Die umstehende Tabelle umfasst nur einen Teil der Vegetationsperiode und kann daher keine absolut sicheren Auskünfte über den Entwicklungsverlauf liefern. Dadurch, dass die letzten Proben so spät genommen sind, ist es jedoch möglich, mit relativ grosser Wahrscheinlichkeit denselben richtig zu rekonstruieren.

Gewässer	Datum	Juv.	♂	♀ Ohne Eier	♀ Mit Eiern
XII	23/7	×	×	×	—
XXI	3/8	×	×	×	—
XI	5/8	×	×	×	—
XXI	21/8	×	×	×	—
XXI	12/9	—	×	×	—
XXIV	12/9	—	×	×	—

Die Tabelle zeigt, dass in der frühesten Probe sowohl junge Exemplare als ausgewachsene Weibchen und Männchen vorhanden sind. Nauplien fehlen dagegen vollständig. Diese "früheste" Probe ist so spät wie den 23/7 genommen.

In späteren Proben trifft man dieselben Stadien an. Die Kopulation, die bei dieser Art zwischen ausgewachsenen Männchen und jungen Weibchen stattfindet, welche von den Männchen mit den Antennen unter dem Hinterrande des Schildes des 1. Thorakalsegments und nicht, wie gewöhnlich, um die Basis der Forkalborsten herum erfasst werden (siehe OLOFSSON 1917 a, Taf. VII), hat begonnen.

Später ist dann diese Kopulation abgeschlossen, und die Jungen sind verschwunden, d. h. ausgewachsen.

In den allerletzten Proben finden sich noch sowohl Weibchen als Männchen. Die Weibchen tragen nicht Eier. Da dem Anschein nach fertige Eier in den Ovarien vorhanden sind, steht indessen das Eierlegen unmittelbar bevor. Es ist ausserdem möglich, dass die Weibchen, welche Eier erzeugt haben, so bald danach sterben, dass sie deshalb in den Proben nicht anzutreffen sind.

Diese Tatsachen scheinen mir für folgenden Entwicklungsverlauf zu sprechen.

Aus überwinternden Eiern von *T. spitzbergensis* gehen zu Beginn der Vegetationsperiode Nauplien hervor, die sich zu ausgewachsenen Tieren entwickeln und im Laufe des August kopulieren. Sie erzeugen am Ende der Vegetationsperiode Eier, welche überwintern. Die Tiere selbst sterben und überwintern nicht.

Dass diese Deutung richtig ist, wird vor allem durch die frühe Kopulation bestätigt, die für eine Eibildung während derselben Vegetationsperiode spricht, sowie dadurch, dass die Weibchen den 12/9 fast fertige Eier in den Ovarien tragen. Dass bereits den 23/7 ausgewachsene Tiere vorhanden sind, spricht auch dafür, dass diese aus überwinternden

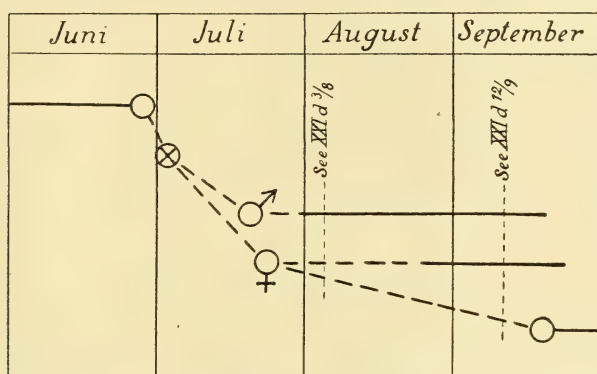
<sup>1</sup>  = kopulierend.



Eiern und nicht aus erst im Frühling erzeugten Eiern hervorgegangen sind.

*T. spitzbergensis* hat also während der Vegetationsperiode eine Generation, die zu Beginn derselben aus überwinternden Eiern hervorgeht und zu Ende derselben ausstirbt, nachdem sie Eier erzeugt hat, welche dann überwintern.

Folgendes Schema veranschaulicht den Entwicklungsverlauf.



*Tachidius spitzbergensis.*

### Vorkommen.

Wie *T. longicornis* kommt *T. spitzbergensis* sowohl in brackigem als in süßem Wasser vor, und auch betreffs dieser Art muss man annehmen, dass die Süßwasserform, wo sie vorkommt, relikte ist (vgl. *T. longicornis*).

In Süßwasser findet sie sich nur in ein paar grösseren Gewässern, tritt hier aber gemein auf. Es liegen nicht so starke Gründe wie betreffs der vorhergehenden Art vor, sie als besonders kaltwasserliebend anzusehen, da sie in den kältesten Gewässern fehlt.

Wie *T. longicornis* ist sie ihrem Auftreten nach rein planktonisch mit *Cyclops*-ähnlicher Körperform.

*T. spitzbergensis* ist nur von mir auf Spitzbergen gefunden worden.

### Ostracoda.

#### 13. *Eucypris glacialis* (G. O. Sars).

Aussehen. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen. — Verbreitung.

*Eucypris glacialis* ist zuerst von Sars (1886) auf Spitzbergen gefunden und da unter dem Namen *Cypris jurinei* Zaddach aufgeführt wor-

den. 1890 berichtigt SARS diese Angabe und liefert eine Neubeschreibung der Art unter der Bezeichnung *Herpetocypris glacialis*. Diese Beschreibung wird von EKMÄN (1908) ergänzt.

### Aussehen.

In seiner Beschreibung von *Herpetocypris (Eucypris) glacialis* liefert EKMÄN (1908, S. 173—176, Fig. 2) auch einige Angaben über den Bau einiger Exemplare von Spitzbergen, die er von SARS erhalten hat. Da meine Exemplare im allgemeinen mit den hier gelieferten Angaben übereinstimmen, begnüge ich mich mit einem Hinweis auf dieselben.

Dank dem reicheren Material, das mir zur Verfügung gestanden, habe ich einige Variationen in dem Bau gewisser Teile konstatieren können. So z. B. sind bisweilen alle die drei kräftigen Klauen an der Spitze der 2. Antenne verschieden lang, bisweilen zwei länger und gleichlang und eine kürzer, bisweilen eine länger und zwei gleichlang und kürzer. Von Schwimmborsten, deren Zahl im allgemeinen 6 beträgt, können bisweilen nur 4 vorhanden sein. Sie reichen in der Regel nicht über die Spitze des vorletzten Gliedes hinaus. EKMÄNS Figur (2 c) gibt übrigens nicht alle Borsten richtig wieder.<sup>1</sup> Was das 1. Beinpaar betrifft, so endet die Behaarung auf der langen Endklaue stets ein ziemlich langes Stück hinter der Spitze. EKMÄNS Figur (2 d) gibt ferner hier eine Borste an dem basalen Teil wieder, die ich an keinem meiner Exemplare beobachtet habe.<sup>1</sup>

Bezüglich der Furka lässt sich eine gewisse Variation wahrnehmen. Die Borste am Hinterrande kann so ziemlich weit unten an der Furka sitzen (Abstand zur proximalen Klaue fast gleich der Länge der Borste) und nur unbedeutend länger als die Borste am Vorderrande sein.

Die Borste des Hinterrandes variiert recht beträchtlich an Länge, von ca. 37 % der Länge der kürzeren Endklaue bis mehr als die Hälfte dieser. Dieses letztere Merkmal ist das einzige, das ausser der Farbe var. *albida* ALM von der Hauptart unterscheidet (vgl. ALM 1914, S. 474). Soll diese Varietät aufrechterhalten werden, was mir bezüglich der Berechtigung recht zweifelhaft erscheint, so bleibt also die Farbe als das einzige Merkmal übrig, das sie von der Hauptart unterscheidet.

Der Basalteil der Furka entbehrt der feinen Zähnnchen, die sich auf der Hinterseite der distalen Hälfte derselben befinden. Dies in Übereinstimmung mit EKMÄNS Figur (2 f) und im Gegensatz zu einer von BREHM (1911, S. 314) aufgeführten Form.

Die groben Dorne der Maxille tragen bisweilen 3 bzw. 4 Nebenzähne jederseits, nicht nur, wie gewöhnlich, 2 bzw. 3.

Was die Grösse betrifft, so variiert sie recht unbedeutend inner-

<sup>1</sup> Vgl. Fig. 32, *E. arctica*. Die fraglichen Borsten dürften innerhalb der ganzen Gattung konstant sein. Vgl. auch *Candona rectangulata*, Fig. 34 und 35.

halb eines und desselben Gewässers. Dagegen sind Exemplare von verschiedenen Lokalen her recht verschieden gross. Die grössten Exemplare sind in Teich XVI gefunden worden, der auch durch grosse *Daphnia pulex* usw. und im übrigen durch sehr günstige Verhältnisse ausgezeichnet ist (vgl. S. 311—312). Sie erreichen hier eine Grösse von  $1,77 \times 0,92$ ,  $1,73 \times 0,92$  mm und sind also grösser, als ALM (1915, S. 158) in seiner Bestimmungstabelle als Maximum angibt: "kleiner als 1,7 mm". In Teich XVII variieren sie zwischen  $1,7 \times 0,92$  und  $1,55 \times 0,83$  mm. In anderen Gewässern erreichen sie eine Grösse von z. B.  $1,65 \times 0,9$ ,  $1,63 \times 0,86$  mm,  $1,56 \times 0,86$ ,  $1,56 \times 0,85$  mm,  $1,48 \times 0,83$  mm. Die grösste Höhe ist also stets grösser als die halbe Länge.

EKMAN und ALM geben die Länge zu etwa 1,6 mm an ( $1,62 \times 0,88$  mm für ein Exemplar nach EKMAN). Auch nach SARS (1890) beträgt die Länge 1,60 mm.

### Fortpflanzungsverhältnisse.

Ausgewachsene Exemplare von *E. glacialis* finden sich frühestens Ende Juli (Teich XVI d.  $28/7$ ) und Anfang August, während früher genommene Proben nur Jugendstadien enthalten. Während des August sind in einigen (den meisten) Gewässern nur ausgewachsene Tiere vorhanden, die sich in Fortpflanzung befinden. Hiervon machen jedoch Tümpel XXV d.  $13/8$  und Tümpel XXVI d.  $16/8$  eine Ausnahme, indem ausser seltenen ausgewachsenen Tieren auch Jugendstadien vorkommen. In diesen letzteren Fällen hat man es wahrscheinlich nur mit einer verzögerten Entwicklung und nicht mit dem Auftreten einer 2. Generation zu tun. Hierfür spricht vor allem, dass nur vereinzelte Exemplare ausgewachsen und die meisten Jugendstadien nur unbedeutend jünger als diese sind. Hätte man es hier mit 2 Generationen zu tun, so sollte man teils eine wohlmarkiert ausgewachsene 1., teils eine sehr junge 2. Generation erwarten.

*Eucypris glacialis* dürfte also auf Spitzbergen eine einzige Generation während der Vegetationsperiode haben. Diese, die zu Beginn der Vegetationsperiode aus überwinterten Eiern hervorgeht, beginnt in einigen Fällen schon Ende Juli sich fortzupflanzen. Während des August sind die Tiere im allgemeinen ausgewachsen und befinden sich in lebhafter Eiproduktion, die bis Anfang September fortfährt. In einigen Fällen werden die Tiere ausgewachsen und fortpflanzungsfähig erst während der zweiten Hälfte des August.

Die nachstehende Tabelle liefert eine Übersicht über die Stadien, die ich in verschiedenen Gewässern beobachtet habe, ihrer zeitlichen Folge nach geordnet.



Gewässer	Datum	Junge	Erwach- sene ohne Eier	Erwach- sene mit Eiern
V	16/7	×	—	—
VI	21/7	×	—	—
VIII	22/7	×	—	—
IX	22/7	×	—	—
XVI	28/7	—	×	×
XVII	31/7	—	—	×
VIII	5/8	—	×	×
IX	5/8	—	—	×
III	8/8	—	—	×
IV	8/8	—	—	×
XXV	13/8	×	×	×
XXVI	16/8	×	×	×
XXII	21/8	—	—	×
XXI	12/9	—	—	×
XXIV	12/9	—	—	×

Männchen habe ich in keiner Probe beobachtet.

Die Fortpflanzungsverhältnisse von *Eucypris glacialis* in anderen Gegenden sind sehr wenig bekannt. JOHANSEN (1911) berichtet über die Fortpflanzung der Ostracoden auf Grönland und fasst seine Resultate folgendermassen zusammen: "It is the eggs which hibernate, whilst the adults die in the autumn; in early summer the eggs hatch out the young ones and these then increase in growth in the course of the summer". Dieser Bericht sagt indessen äusserst wenig und bezieht sich auf die Ostracoden im allgemeinen. Im übrigen teilt JOHANSEN eine ganze Reihe interessanter Züge aus dem Leben der Ostracoden mit, wie es sich direkt in der Natur beobachtet ausnimmt.

EKMAN (1908) gibt an, dass nicht geschlechtsreife Exemplare Ende Juli und geschlechtsreife im August in den nordschwedischen Hochgebirgen vorhanden waren.

ALM (1915) hat die Art Ende Juli und Anfang August in der Lule Lappmark gefunden. Er führt auch (1914 a) an: "alte Weibchen und grosse Junge" d. 23. VI. 1875 und 17. VII. 1875, "Junge" d. 21. VII. 1875 von Nowaja-Semlja, "einzelne alte Weibchen und Junge" d. 26. VII. 1870 von Grönland.

Die Fortpflanzungsverhältnisse dürften überall mit denen auf Spitzbergen übereinstimmen. Männchen sind nicht bekannt.

### Vorkommen.

*E. glacialis* kommt auf Spitzbergen nur in solchen Gewässern vor, die relativ warm und mit ziemlich reicher Moosvegetation versehen sind. In den günstigsten derselben erreicht die Art eine bedeutende Grösse (XVI) und ist ziemlich gemein. Sie findet sich sowohl in seichten als in tieferen Gewässern und kommt auch in solchen vor, die verhältnismässig frühzeitig während der Vegetationsperiode austrocknen.

Dagegen habe ich sie nie in Proben aus Gewässern gesehen, die kälter und vegetationsarm sind. So z. B. fehlt sie vollständig innerhalb des klimatisch ungünstigeren Gebietes bei Esmarks Gletscher und Erdmanns Tundra und fehlt auch in den kalten und vegetationsarmen Gewässern auf Credners Moräne (Reliktsee, Kleinsee XXVII und XXVIII).

Diese Verbreitung zeigt, dass *E. glacialis* keine extrem arktische Art ist, sondern wenn nicht direkt eine gewisse relativ hohe Temperatur, so doch wenigstens solche Verhältnisse bezüglich Vegetation und Nahrung fordert, wie sie nur eine verhältnismässig hohe Temperatur bewirken kann. Die Frage, was hierbei direkt ausschlaggebend ist, lässt sich vorläufig nicht entscheiden.

Was das Auftreten von *E. glacialis* im übrigen betrifft, so scheint sie auf die Randvegetation und den Schlamm Boden dicht an den Ufern beschränkt zu sein. Hier sieht man sie auf dem Moose und direkt auf dem Boden befestigt sitzen oder umherkriechen. In rein planktonischen Proben habe ich sie nie erhalten, auch wenn die Proben in sehr seichtem Wasser nahe dem Lande genommen worden waren.

In fliessendem Wasser habe ich diese Art nicht beobachtet.

### Verbreitung.

Ausser auf Spitzbergen ist *Eucypris glacialis* auf Grönland (BREHM 1911, HABERBOSCH 1916), der Bären-Insel (RICHARD 1898, LILLJEBORG 1900 a), Nowaja-Semlja<sup>1</sup> (ALM 1914 a, 1915), Norwegisch-Finmarken (SARS 1890) und in den skandinavischen Hochgebirgen (EKMAN 1908, ALM 1914 a, 1915) gefunden worden. Wahrscheinlich ist es auch diese Art, die SCOTT (1899) von Franz-Joseph-Land unter dem Namen *Herpetocypris arctica* n. sp. anführt (vgl. S. 541).

Ihre Verbreitung ist demnach ausgesprochen arktisch.

<sup>1</sup> EKMAN (1908, S. 176) führt unter den Fundorten »die Barentsinsel bei Nowaja Semlja«, offenbar nach RICHARD (1898), an. Diese Angabe ist indessen fehlerhaft, da diese Barentsinsel bei Spitzbergen liegt und nicht als ein besonderer Fundort zu rechnen ist, was auch ALM (1914 a, 1915) stets tut. Auch BREHM (1911) gibt, ersichtlich nach EKMAN, »die Barentsinsel bei Nowaja Semlja« an. Es ist an der Zeit, dass diese Barentsinsel als selbständiger Fundort oder Teil von Nowaja Semlja aus der Literatur gestrichen wird.

15. *Eucypris arctica* n. sp.

Fig. 32 u. 33.

## Beschreibung. — Vorkommen.

## Beschreibung.

Die Schale, von der Seite gesehen, ist am höchsten dicht vor der Mitte, wo sie hinter dem Auge eine deutliche Erhebung bildet, von der aus der Dorsalrand nach hinten zu fast gerade fortgeht, um nach einer Biegung in den gleichmässig gerundeten Hinterrand überzugehen. Der Vorderrand ist gleichmässig und etwas breiter gerundet. Der Ventralrand ist deutlich konkav, die Konkavität der rechten Schalenhälfte bedeutend stärker als die der linken. Von oben gesehen, ragt die linke Schalenhälfte sowohl vorn als hinten über die rechte hinaus. Die Mittellinie der Seiten ist gerade bis schwach konkav, hinten scharf gerundet, vorn ausgezogen, eine Spalte umgebend, durch welche die langen Antennen des 1. Paares hervorstehen. Die Behaarung ist dicht über die ganze Schale hin. Insbesondere sind die Haare vorn lang und dichtstehend.

Der Saum verläuft auf beiden Schalenhälften vorn und hinten dicht nach innen zu vom Schalenrande, überragt ihn aber ventralwärts. Porenkanäle deutlich. Die Haare sitzen nicht auf warzenähnlichen Erhebungen.

Die Antennen des 1. Paares sind durch sehr lange Borsten ausgezeichnet, die die Antennenspitze um beinahe das  $1\frac{1}{2}$ -fache der Antennenlänge überragen. Die Sinnesborste des Endgliedes ist ungewöhnlich lang, ca.  $3\frac{1}{2}$  mal so lang wie das Endglied.

Von den sechs Schwimmborsten der Antennen des 2. Paares sind fünf sehr lang und reichen ein gutes Stück über die Spitze der Endstacheln hinaus. Die Zahl der Endstacheln ist vier; eine ist länger, drei sind kürzer, ungefähr gleichlang. Das Aussehen geht im übrigen aus der Figur hervor.

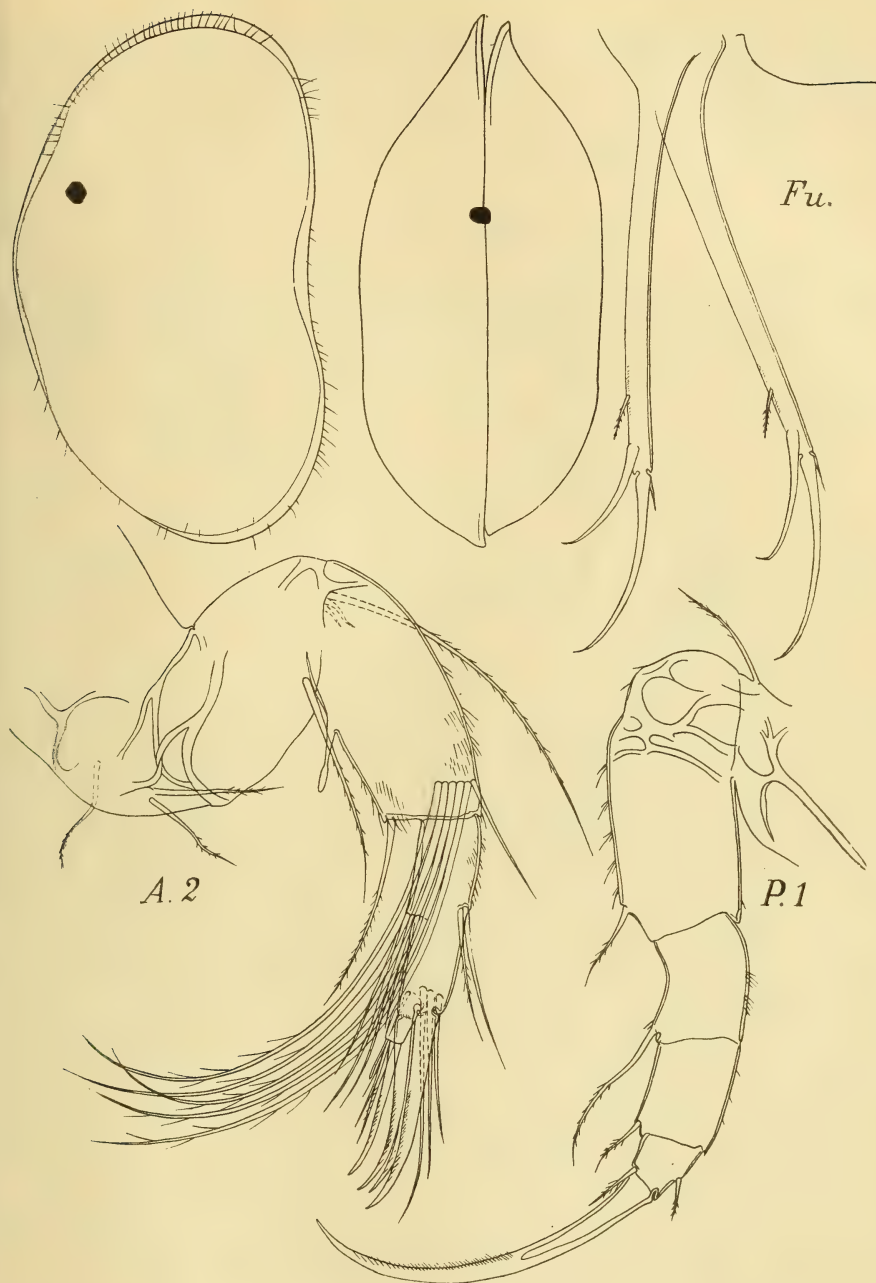
Die groben Dorne der Maxille sind gezähnt, an der Spitze rundlich abgestumpft. Der eine trägt jederseits vier starke, der andere drei starke und einen schwächeren Dorn (s. Fig. 33, rechts nach oben).

Das 1. Beinpaar ist kräftig, mit einem starken Endstachel.

2. Beinpaar siehe die Figur!

Die Furka ist sehr lang und schmal, mit feinen Endklauen von sehr verschiedener Länge. Die längste von diesen ist kürzer als die halbe Länge der Vorderseite der Furka. Hinterrandborste klein. Die Behaarung des Hinterrandes äusserst fein und auf eine kleine Partie oberhalb und unterhalb der Hinterrandborste beschränkt. Die doppelten Haarreihen der Endklauen sind sehr fein und reichen bis zur Spitze der



Fig. 32. *Eucypris arctica* n. sp.

Klauen. Jede der beiden Reihen ist in zwei Partien mit nach hinten hin zunehmender Haargrösse geteilt.

Genitalhöcker niedrig, sanft gerundet.

Die Masse einiger Exemplare sind: Länge  $\times$  Höhe:  $1,17 \times 0,62$ ,  $1,13 \times 0,62$ ,  $1,10 \times 0,62$  mm; Breite: 0,53 mm. Die Höhe ist also etwas grösser als die halbe Länge.

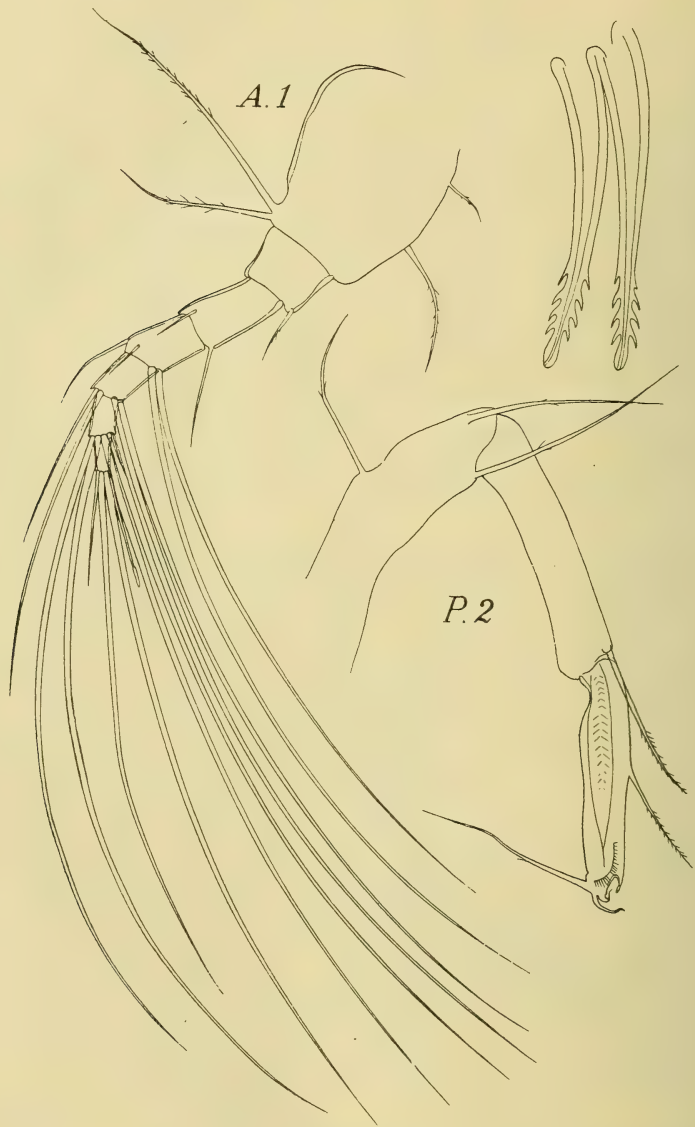


Fig. 33. *Eucypris arctica* n. sp.

Bemerkungen: Diese neue Art, die zu den kleinsten *Eucypris*-Arten gehört, nähert sich durch ihre ungewöhnlich lange und schmale Furka und die starke Zähnelung der Maxillardorne der *Eucypris fuscata* (JURINE), unterscheidet sich aber von ihr durch ihre geringere Grösse,

abweichende Schalenform, das Vorkommen eines Saumes u. a. Sie ist hauptsächlich charakterisiert durch die lange und schmale Furka, die sehr langen Borsten an den Antennen des 1. und 2. Paares und die mit starken Seitenzähnen versehenen Dorne an den Maxillarkauladen.

### Vorkommen.

Nur eine geringe Anzahl von Exemplaren dieser Art ist in einer Probe, genommen aus See XXIV in der Nähe von See XXI d.  $12/9$  1910, erhalten worden. Alle waren ausgewachsene Weibchen mit Eiern.

### 14. *Candona rectangulata* ALM.

Fig. 34 u. 35.

Aussehen. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen und Verbreitung.

### Aussehen.

*Candona rectangulata* wurde von ALM 1914 (1914 a, S. 12—13, Fig. 5) aufgestellt, der damals eine recht unvollständige Beschreibung von dieser neuen Art lieferte. Ausser der Beschreibung der Schale selbst führt ALM nur ein paar Abweichungen von *Candona laciniata* EKMAN im Bau dessen, was ALM die "inneren Organe" nennt, an. Die Beschreibung dieser lautet: "Die ersten Antennen sind langgestreckt. Die Länge der Borsten und der äusseren Glieder der Antenne verhält sich wie 80:9:9:7:6. Das vorletzte Glied des dritten Thoraxfusses ist gewöhnlich deutlich geteilt und die Endborsten sind gebogen. Das Längenverhältnis zwischen Vorderrand, grösserer Endklaue, kleinerer Endklaue und Hinterrandborste ist 15:11:9,5:7, bei der nahestehenden *C. laciniata* 45:30:22:20. Der Genitalhöcker ist mit demjenigen der *C. laciniata* übereinstimmend, weshalb es vielleicht unrichtig scheinen mag, die beiden Formen als selbständige Arten aufzufassen. Sie sind aber sowohl in der Schalenform, als auch in den ersten Antennen, welche bei *C. laciniata* keine so lange Borsten haben, und durch den Furkalast (Beugung und Klauenlänge) deutlich von einander unterschieden."

Sieht man von der Schalenform ab, welche, wie ALM zeigt, recht beträchtlich variiert, so reicht der Bau der 1. Antennen nicht aus, um die Arten voneinander zu unterscheiden. Auch *C. laciniata* hat nämlich hier sehr lange Borsten, und EKMANS Angabe (1908, S. 187), dass die längsten Borsten die Antennenspitze um mehr als die ganze Antennenlänge überragen, trifft vollkommen auf *C. rectangulata* zu, wo die Borsten sich von nicht



völlig bis etwas mehr als antennenlang über die Spitze der Antenne hinauserstrecken. Die Beugung des Furkalastes bildet auch kein Unterscheidungsmerkmal zwischen den Arten. Was das Längenverhältnis zwischen der Furka und ihren Endklauen und Borsten betrifft, so steht ALMS Figur (Fig. 5 e) in Widerspruch zu seiner Angabe im Text und nähert sich ebensosehr *C. laciniata* wie *C. rectangulata*. Die Masse der Figur sind nämlich 15:8,2:6,8:3,7 oder 45:24,6:20,4:11,2 und weichen also beträchtlich von dem ab, was ALM für diese beiden Arten angibt.

Dass meine Exemplare *Candona rectangulata* ALM und nicht *C. laciniata* EKMANS zuzuweisen sind, geht indessen deutlich aus EKMANS (1908, S. 186—189, Fig. 5) Beschreibung dieser letzteren Art hervor. Von dieser Beschreibung weichen sie nämlich in folgenden Punkten ab. Ich gebe hierbei die Merkmale der *C. laciniata* zwischen Klammern an.

Ein Saum ist vorhanden. (Ein Saum fehlt.)

Die zwei vorletzten Glieder des zweiten Beinpaars haben beiderseits deutliche Gliedgrenzen zwischen sich. (Eine rudimentäre Gliedgrenze auf der einen Seite.) Die Endborste dieser Glieder ist kürzer als die Glieder zusammen. (Länger.) Das Endglied des Beines ist beinahe ebenso lang wie breit. (Beinahe doppelt so lang als breit.) Die kürzeste Borste ist 4—5 mal so lang als das Endglied. (Etwa 3 mal.)

Der Längenunterschied der beiden Endklauen der Furka ist sehr unbedeutend. (Grösser als bei den meisten übrigen Arten.) Bei den Endklauen besteht die Zähnelung in ihren basalen Teilen aus Zähnchen, die etwa doppelt so grob sind und in grösseren Zwischenräumen stehen als die übrigen. (Nur bei der kleineren Endklaue.)

Ferner zeigt EKMANS Fig. 5 e, dass *C. laciniata* an der Aussenseite des Basalteils des zweiten Beinpaars zwei kurze Haare und keine Borste hat. Meine Exemplare von *C. rectangulata* haben hier keine Haare, aber eine lange Borste.

Zur Ergänzung der Beschreibung ALMS gebe ich hier einige Figuren von meinen Exemplaren nebst einer kurzen komplettierenden Beschreibung.

Die Schalenform wird ausführlich von ALM beschrieben. Meine Figur zeigt eine typische Schale der Spitzbergener Form, in die auch die Kontur der kleineren, rechten Schalenhälfte eingezeichnet ist. Diese ist ventral stärker konkav als die grössere, linke. Die Behaarung ist ziemlich reich. Siehe weiter die Abbildung der Schale, von oben gesehen.

Die Antennen des ersten Paares sind mit langen Borsten versehen, von denen die längsten die Antennenspitze um eine Länge überragen, die nicht ganz so gross bis etwas grösser als die Antennenlänge ist.

Das Aussehen der Antennen des zweiten Paares geht aus der Figur hervor. Die eigentümliche kurze Borste an der Antennenbasis bei *C. laciniata* ist auch hier zu finden. Von den 5 kräftigen Endstacheln

sind stets drei länger und zwei kürzer in der Weise, wie die Figur es zeigt. Ihre relative Länge im übrigen variiert ein wenig.

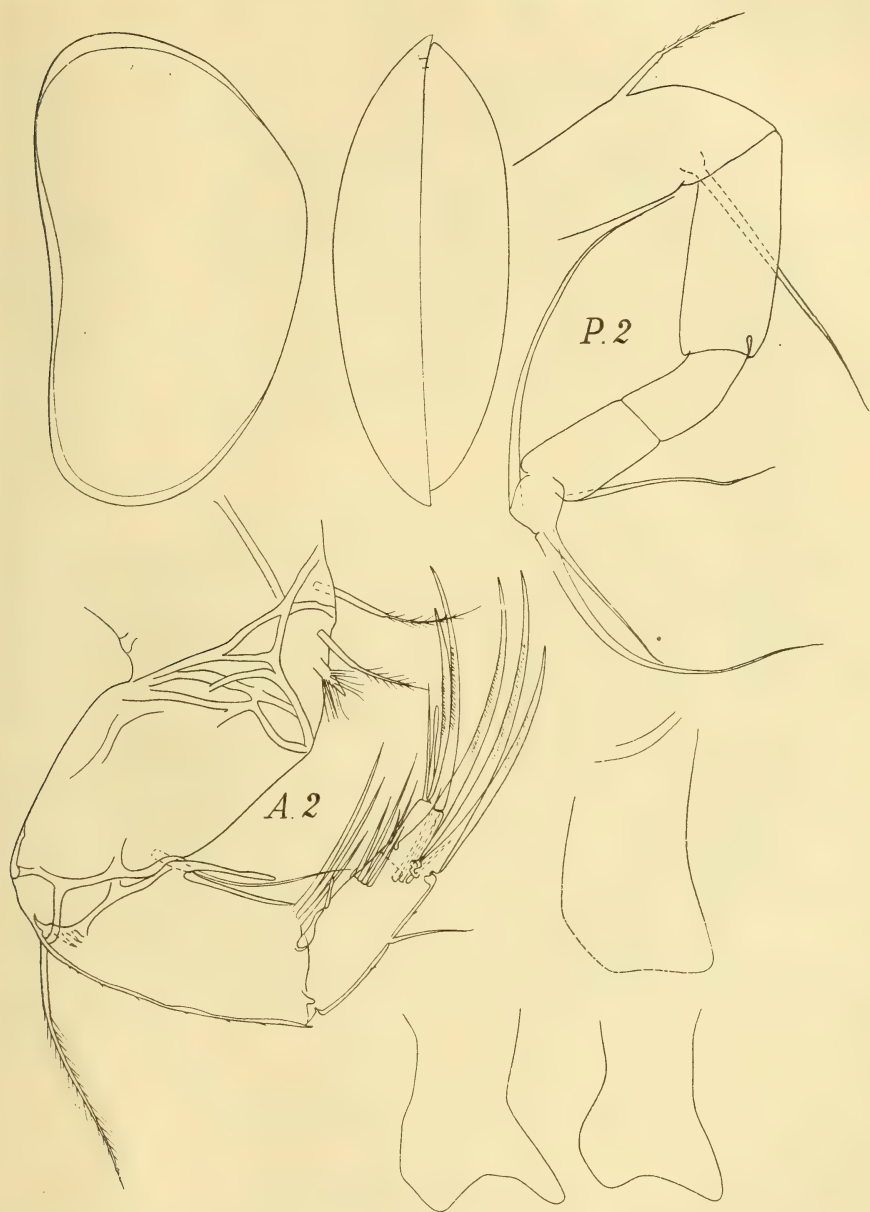


Fig. 34. *Candona rectangularata* ALM.

Das Aussehen des 1. Beinpaares ist aus der Figur ersichtlich.  
Das 2. Beinpaar ist durch ein sehr kurzes Endglied (ungefähr

ebenso lang wie breit) mit langen Borsten ausgezeichnet. Die kürzeste Endborste ist 4—5 mal so lang als das Endglied. Die zwei vorletzten Glieder sind deutlich getrennt. Ihre Endborste ist kürzer als die beiden



Fig. 35. *Candona rectangulata* ALM.

Glieder zusammen. Das Basalglied hat auf der Aussenseite eine Borste von dem Aussehen, wie die Figur es zeigt.

Die Furka ist kräftig, mit zwei dicht nebeneinander sitzenden Endklauen, von denen die Länge der kleineren 80—85 % der der längeren



beträgt. Die Borste des Hinterrandes ist verhältnismässig lang (70—90 % der kürzeren Endklaue) und sitzt um ungefähr ihre eigene Länge von der Spitze der Furka entfernt. Die Behaarung der Endklauen ist in zwei von vorn feineren und dichter stehenden, hinten etwas gröberen und undichter stehenden Haaren nach vorn zu und auf den Seiten begrenzten Feldern angeordnet in der Weise, wie die Abbildung es zeigt.

Der Genitalhöcker variiert beträchtlich der Form nach. Die Abbildung gibt drei verschiedene Typen wieder, zwischen denen alle Übergänge vorhanden sind (s. Fig. 34, rechts nach unten).

Um die Variation der Grösse zu veranschaulichen, führe ich einige Masse, Länge  $\times$  Höhe, an:  $1,08 \times 0,55$ ,  $1,08 \times 0,53$ ,  $1,06 \times 0,5$ ,  $1,03 \times 0,60$ ,  $1,03 \times 0,57$ ,  $1,01 \times 0,58$ ,  $1,01 \times 0,57$ ,  $1,00 \times 0,58$ ,  $0,98 \times 0,57$  mm. Diese Masse zeigen, dass nur bei einem der grössten Exemplare die Höhe geringer ist als die halbe Länge. In der Regel ist sie etwas grösser als die halbe Länge, und es scheint die relative Höhe gleichzeitig damit zuzunehmen, dass die Länge abnimmt.

### Fortpflanzungsverhältnisse.

Die Fortpflanzungsverhältnisse von *Candona rectangulata* scheinen vollständig mit denen von *Eucypris glacialis* übereinzustimmen. Ausgewachsene eierproduzierende Tiere werden frühestens Ende Juli angetroffen. Im Laufe des August werden junge Individuen immer seltener. In den letzten Proben finden sich nur ausgewachsene Tiere.

*Candona rectangulata* hat offenbar auf Spitzbergen eine einzige Generation während des Jahres, die zu Beginn der Vegetationsperiode aus überwinternden Eiern hervorgeht, im Laufe des Juli und Anfang August ausgewachsen wird und von Ende Juli an bis Anfang September Eier erzeugt. Nur Eier überwintern. Männchen sind nicht beobachtet worden.

Die folgende Tabelle zeigt die in den verschiedenen Gewässern gefundenen Stadien, ihrer zeitlichen Folge nach geordnet.

Von der Fortpflanzung in anderen Gegenden ist uns nichts bekannt. Die von ALM untersuchten Exemplare sind im Juli und August erbeutet worden.

### Vorkommen und Verbreitung.

Diese Art kommt auf Spitzbergen in so gut wie allen von mir untersuchten Gewässern vor, sowohl in den wärmeren, günstigeren Bedingungen bietenden, in denen auch *Eucypris glacialis* gemein ist, als auch in den kalten, vegetationsarmen, wo diese fehlt. Sie gehört also zu den abgehärtetsten unter den Süsswasserentomostraken Spitzbergens. Sie findet sich auch in fliessendem Wasser, fehlt aber in brackischem.

Gewässer	Datum	Junge	Erwachsene	
			ohne Eier	mit Eiern
II	10/7	×	—	—
III	15/7	×	—	—
IV	16/7	×	—	—
V	16/7	×	—	—
VI	21/7	×	—	—
VIII	22/7	×	—	—
IX	22/7	×	—	—
XIII	25/7	×	—	—
XV	26/7	×	—	—
XVI	28/7	×	×	×
XVII	31/7	×	×	×
XVIII	3/8	×	—	—
XX	3/8	×	×	—
VIII	5/8	—	×	×
IX	5/8	—	—	×
III	8/8	×	×	×
IV	8/8	—	—	×
XXV	13/8	×	×	×
XXVI	16/8	—	—	×
XVIII	21/8	—	—	×
XX	21/8	—	—	×
XXIV	12/9	—	—	×

Zuvor ist sie von ALM aus Grönland, Nowaja-Semlja sowie den Gegenden der Mündungen des Ob und Jenissej in Sibirien beschrieben worden.

HABERBOSCH (1916) führt sie aus Grönland an.

Es ist wahrscheinlich, dass sie auch in anderen arktischen Gegenden vorkommt. Auf Spitzbergen ist sie zuvor zweifellos mit *Candona candida* verwechselt worden, an die sie bezüglich der Schalenform erinnert (vgl. S. 539). Möglicherweise ist es auch diese Art, die SCOTT (1899) für Franz-Joseph-Land unter dem Namen *Candona harmsworthi* anführt (vgl. S. 541). Scotts Figuren (Pl. 3, Fig. 16, 17) deuten hierauf.

## B. Zusammenfassung der Fortpflanzungsverhältnisse der Crustaceen.<sup>1</sup>

Fortpflanzung der Cladoceren. — Copepoden. — Ostracoden.

### Fortpflanzung der Cladoceren.

Die drei auf Spitzbergen vorkommenden Cladoceren *Daphnia pulex*, *Macrothrix arctica* und *Chydorus sphaericus* stimmen miteinander darin überein, dass Dauereierbildung erst gegen das Ende der Vegetationsperiode hin stattfindet und da den einzelnen Generationszyklus abschliesst. Sie sind also monozyklisch, wenn man dieses Wort anwendet, ohne damit eine bestimmte Weise der Bildung der Dauereier zu bezeichnen (vgl. S. 422).

Geht man dagegen mehr im einzelnen auf den Verlauf des Generationszyklus ein, so weichen sie alle drei voneinander ab.

*Daphnia pulex* nimmt hierbei eine Sonderstellung nicht nur den übrigen gegenüber, sondern auch im Verhältnis zu allem ein, was man bisher betreffs der Fortpflanzung bei den Cladoceren weiss. Die Fortpflanzung der *D. pulex*, die ich oben mit dem Namen asexuelle Monozyklie bezeichnet habe, ist dadurch charakterisiert, dass Dauereier ohne die Gegenwart oder Mitwirkung von Männchen gebildet werden. Männchen treten während keines Teiles des Generationszyklus auf.

Teilweise als eine Folge dieser Unabhängigkeit der Dauereibildung von Männchen können Dauereier zu beliebiger Zeit und an beliebiger Stelle innerhalb des Generationszyklus gebildet werden, sogar als erster Wurf der aus den Ephippien hervorgegangenen Weibchen, was für die übrigen Cladoceren noch nie beobachtet worden ist. Siehe jedoch S. 428.

Was die Fortpflanzung der *Daphnia pulex* im übrigen betrifft, so variiert sie sehr stark je nach den lokalen Verhältnissen. Von den Populationen an, die ohne vorhergehende Subitaneierbildung direkt Dauereier bilden, finden sich alle Übergänge zu den Populationen, bei denen die erste Generation 2—3 starke Würfe Subitaneier bildet, und bei denen nicht nur eine zweite, sondern sogar eine dritte Generation erzeugt wird. Da die Anzahl Subitaneier in einem Wurf bis zu 36 Stück betragen kann, ist es klar, dass bei diesen die Subitaneibildung in beträchtlichem Grade den Stamm vermehrt und mehr zur Vermehrung als die Dauereibildung beiträgt. Die 1. Generation erzeugt in der Regel, wenn nicht äussere Verhältnisse Hindernisse in den Weg legen (Austrocknung z. B.), 2 aufeinander folgende Würfe Dauereier. Die 2. Generation, die nur in Ausnahmefällen vor der Dauereibildung Subitaneier erzeugt, dürfte gleich-

<sup>1</sup> Für die Phyllopoden siehe *Lepidurus arcticus*, S. 386 ff.



falls der Regel nach dies tun. Die selten vorkommende 3. Generation bildet mit Sicherheit, wo sie überhaupt dazu kommt sich fortzupflanzen, direkt Dauereier. Die Anzahl der Dauereier ist stets zwei.

Im Gegensatz zu *Daphnia pulex* treten stets Männchen vor der Dauereibildung bei *Macrothrix arctica* und *Chydorus sphaericus* auf, und man muss annehmen, dass die Bildung der Dauereier hier das Resultat einer geschlechtlichen Fortpflanzung ist. Bei diesen beiden Arten gehen Männchen erst aus dem von den Exephippioweibchen erzeugten ersten Wurf Subitaneier hervor und gehören also der 2. Generation an. Die Weibchen der 2. Generation bilden nicht Subitaneier, sondern gehen direkt zu Dauereibildung über.

Was die Fortpflanzung im übrigen betrifft, so verhalten sich die beiden Arten auf verschiedene Weise.

Bei *Macrothrix arctica* wechselt die Anzahl Subitaneier in einem Wurf recht beträchtlich, nämlich zwischen 1 und 15. Die 1. Generation erzeugt in der Regel nicht mehr als einen Wurf Subitaneier und stirbt dann frühzeitig aus, ohne Dauereier zu bilden. Es will jedoch scheinen, als wenn vereinzelte Weibchen einen schwachen Subitaneiwurf Nr. 2 bilden könnten. Dauereier bildet die 1. Generation sicherlich nie. Die 2. Generation geht direkt zu Dauereibildung über. Die Zahl der Dauereier variiert zwischen 1 und 2. Wahrscheinlich wird niemals mehr als 1 Wurf von Dauereiern erzeugt.

Gleichwie bei *Daphnia pulex* dominiert auch bei *Macrothrix arctica* die Subitaneibildung in einigen Fällen beträchtlich über die Dauereibildung.

Bei *Chydorus sphaericus* scheint die Anzahl Subitaneier in jedem Wurf fest auf 2 beschränkt zu sein. Die 1. Generation geht, nachdem sie einen Wurf Subitaneier gebildet hat, in der Regel zu Dauereibildung über, obwohl in vereinzelten Fällen auch wohl ein 2. Wurf Subitaneier erzeugt werden kann. Die 2. Generation bildet direkt Dauereier. Dauereier dürften in der Regel in zwei aufeinander folgenden Würfen gebildet werden. Nur ein Dauerei findet sich in jedem Wurf.

Bei *Chydorus sphaericus* trägt stets die Dauereibildung in gleich hohem Grade als die Subitaneibildung zur Vermehrung bei.

Bei allen diesen Arten werden die Dauereier in Ephippien gelegt, die der Regel nach vor dem Tode des Tieres abgeworfen werden.

Ein bemerkenswerter Zug in der Fortpflanzung dieser Arten ist es, dass die Dauereibildung so lange vor dem Ende der Vegetationsperiode auch in Fällen beginnt, wo man nicht in Austrocknung u. dgl. eine direkte oder indirekte Ursache hierzu sehen kann. So hat z. B. sowohl die 1. als die 2. Generation von *Daphnia pulex* in Teich XVIII schon den  $\frac{3}{8}$  so gut wie durchweg Ephippien, die zum Abwerfen fertig sind. Da dieses Gewässer noch am  $\frac{12}{9}$  eisfrei war, darf man annehmen, dass nicht mehr als die halbe eisfreie Zeit abgelaufen war. Ein Austrocknen

oder auch nur eine augenfälligere Verminderung der Wassermenge während des Sommers fand nicht statt.

In dem gleichfalls grossen und nicht austrocknenden Teich XX habe ich den  $\frac{3}{8}$  von *Macrothrix arctica* kein einziges der 1. Generation angehörendes Weibchen beobachten können, weshalb diese als wenigstens der Hauptsache nach ausgestorben angesehen werden muss. Die Weibchen der 2. Generation tragen in einigen Fällen bereits Ephippien und Dauereier. Der Teich ist noch am  $\frac{12}{9}$  eisfrei.

In Teich XVI, der während des Sommers nicht austrocknet oder an Wassermenge in beträchtlichem Grade verliert, fand sich ferner am  $\frac{29}{7}$  von *Chydorus sphericus* eine grosse Anzahl Weibchen mit Dauereiern. Mehr als die halbe eisfreie Zeit kann nicht verflossen sein.

Ein Vergleich mit der Behandlung der einzelnen Lokale und Arten zeigt, dass die Verhältnisse, die diese Beispiele veranschaulichen, nicht Ausnahmen, sondern die Regel bilden. Die Dauereibildung beginnt bereits in oder vor der Mitte der Vegetationsperiode. Da das Abwerfen der Ephippien in einigen Fällen schon zu dieser Zeit unmittelbar bevorsteht, so findet man ferner, dass der Generationszyklus von Dauerei zu Dauerei als so früh abgeschlossen angesehen werden kann, dass noch ein sehr beträchtlicher Teil der für die Entwicklung theoretisch anwendbaren Zeit übrigbleibt. Im Hinblick darauf, dass diese Zeit in arktischen Gegenden in ihrer Gesamtheit so kurz ist, muss es eigentümlich erscheinen, dass sie nicht ihrer vollen Ausdehnung nach für die Entwicklung in Anspruch genommen wird, um so mehr als dieselben Arten in südlicheren Gegenden einen oft bedeutend längeren Generationszyklus und längere Entwicklungszeit haben.

Wie soll man nun diese dem Anschein nach eigentümlichen Verhältnisse erklären?

EKMAN (1904, S. 93) gibt an, dass in den schwedischen Hochgebirgen *Bythotrephes longimanus* var. *arctica* und *Polyphemus pediculus* schon mitten im Sommer ihre Fortpflanzung abschliessen und aussterben. Er sagt diesbezüglich: "Es liegt auf der Hand, dass dies keine Anpassung an die äusseren Bedingungen ist, und die Erscheinung kann nicht verstanden werden, wenn man annehmen wollte, die Vorfahren der nordischen Kolonien seien mit mehreren Generationen von Jungfernweibchen ausgerüstet gewesen, wie das bei den südlicheren Kolonien tatsächlich der Fall ist — — —. Eine Verkürzung der Kolonieperiode in der Weise, dass sie nur den halben Sommer in Anspruch nähme, hätte keinen Sinn, sie wäre im Gegenteil schädlich, denn sie würde die Zahl der Dauereier beträchtlich herabsetzen. Die kurzen Generationscyklen bei *Bythotrephes longimanus* var. *arctica* und *Polyphemus pediculus* können daher nur als ursprüngliche Verhältnisse gedeutet werden, von denen aus die längern Cyclen der südlicheren Kolonien durch

Vermehrung der parthenogenetischen Generationen entstanden sind.

Weshalb diese Vermehrung nicht bei den nordischen Hochgebirgskolonien der beiden genannten Tierformen eingetreten ist, glaube ich dadurch erklären zu können, dass diese unter ursprünglicheren und günstigeren Bedingungen leben als die südlichen Kolonien.“

ALM (1915 a, S. 209) bemerkt bei der Behandlung von *Candona candida* über dieselbe Frage: „Es wäre schwerer zu verstehen, wie eine ursprünglich lange Entwicklung sich um mehr als die Hälfte ihrer Dauer verkürzen könnte und zwar sogar, ohne dass eine Notwendigkeit dafür vorläge. Denn die arktischen Gewässer frieren gewöhnlich nicht vor Mitte oder Ende September zu, wonach also die Entwicklung ganz gut bis Ende August würde andauern können. Dies ist aber gewöhnlich nicht der Fall, sondern schon Ende Juli und besonders im August treten die reifen Tiere überall häufig auf und tragen dann auch reife Eier.“

Weit eher ist da die lange Dauer der Entwicklung in gemässigten Gegenden zu verstehen, und zwar so, dass sie durch die hohen Sommertemperaturen verzögert wird“, u. s. w.

Diese beiden Fälle stimmen prinzipiell mit den meinigen darin überein, dass die Entwicklung sehr früh abgeschlossen wird, „ohne dass eine Notwendigkeit dafür vorläge“. Dieser zitierte Ausspruch bedeutet indessen nichts anderes als eine unsichere Annahme. Ob eine Notwendigkeit vorliegt oder nicht, weiss man nicht.

Man weiss m. a. W. nicht, ob nicht in den arktischen Gegenden, um die es sich hier handelt, schon frühzeitig während der Vegetationsperiode Verhältnisse eintreten, die eine weitere Entwicklung unmöglich machen. Ohne weiteres das Zufrieren der Gewässer im Herbst als Grenze für die Entwicklung anzusetzen, erscheint mir sehr willkürlich und unwissenschaftlich. Ebensowenig wie das Zufrieren eine Grenze für die Arten bildet, die während des ganzen oder eines Teiles des Winters fortleben, ebensowenig ist man berechtigt, ohne triftige Gründe anzunehmen, dass es dies notwendigerweise für die Arten tun muss, die die Entwicklung früher abschliessen.

Und weshalb man, wenn die Entwicklung wirklich länger fortgehen kann, als sie es tut, ihren frühzeitigen Abschluss als ursprünglich betrachten muss, dadurch bedingt, dass die Art unter mehr ursprünglichen Verhältnissen lebt, fällt mir schwer zu verstehen. EKMANS (S. 94) Annahme, dass die günstigeren Verhältnisse und der geringe Kampf ums Dasein die Fortpflanzungszeit kürzer zu halten vermögen, als es notwendig ist, wo diese kurze Fortpflanzungszeit doch überdies „schädlich“ ist (siehe oben), halte ich nicht für angängig.

Die einzige natürliche Erklärung scheint mir die zu sein, dass der Abschluss der Entwicklung so frühzeitig während der Vegetationsperiode durch die äusseren Verhältnisse bedingt ist. Wie



und durch welche Mittel diese wirken, wissen wir nicht. Und das kann ja nicht weiter Erstaunen erwecken.

Ich will hier aber eine Theorie vorlegen, die eine Erklärung der Verhältnisse möglicherweise liefern kann. Alle die betreffenden Arten bringen überwinternde Dauereier hervor, während sie selbst am Ende der Vegetationsperiode untergehen. Die Zeit, während welcher die Dauereier — gewöhnlich eingefroren — ruhen, ist sehr lang, 10—11 Monate. Um diese langwierige Ruhe ertragen zu können, müssen die Dauereier eine Art Nachreife durchmachen, während die äusseren Verhältnisse noch günstig sind. Es ist deshalb notwendig, dass sie ziemlich früh im Sommer erzeugt werden.<sup>1</sup>

Diese Theorie scheint mir die bei diesen Arten herrschende, “unnötig“ frühzeitige Produktion von Dauereiern erklären zu können. Sie gewinnt eine gute Stütze durch die Verhältnisse bei den Copepoden. Wir werden hier (S. 534) finden, dass bei den Arten und Typen, deren Eier überwintern, die Tiere selbst schon früh im Sommer erwachsen sind und entweder unmittelbar Eier erzeugen oder auch Eier lange in den Ovarien tragen. In beiden Fällen steht eine ziemlich lange, günstige Zeit den Eiern zu Gebote, ehe die Winterruhe beginnt. Diejenigen Arten und Typen, deren Eier nicht überwintern, werden dagegen erst spät im Herbst erwachsen. Eine Nachreife der Eier ist in diesem Falle nicht notwendig.

Schon aus dem Obigen geht hervor, dass man nicht berechtigt ist, einen “unnötig“ frühzeitigen Abschluss der Entwicklung in einer arktischen Gegend als Beweis dafür anzusehen, dass eine Art dort unter ursprünglicheren Verhältnissen lebt, sog. arktischen Ursprungs ist (vgl. S. 566 ff.). Noch deutlicher erhellt dies daraus, dass derart eurytherme, weitverbreitete Arten wie *Daphnia pulex* und *Chydorus sphaericus* in arktischen Gegenden gleichfalls durch einen solchen “unnötig“ frühen Abschluss der Fortpflanzung charakterisiert sind.

Was ALMS Ansicht (S. 209) betrifft, dass bei *Candona candida* in der gemässigten Zone “es die hohen Sommertemperaturen sind, die die Entwicklung, besonders den Eintritt der Geschlechtsreife, verzögern“, so ist sie insofern unzureichend, als sie nur *C. candida* berücksichtigt, während der “unnötig“ frühe Eintritt der Geschlechtsreife in arktischen Gegenden, den ich hier nachgewiesen und für den ich noch weitere Bestätigung (siehe S. 534 u. 536) beibringen werde, eine allgemeine Erscheinung ist. Die Erklärung hierfür darf offenbar nicht lediglich auf eine gewisse stenotherme Art passen, sondern muss einen grösseren Geltungsbereich haben.

Eine andere Frage, die im Zusammenhang mit der Fortpflanzung dieser Cladoceren ein sehr grosses Interesse hat, ist die Frage danach, wie die bei arktischen Rassen vorkommende Monozyklie sich zu der in Mittel-

<sup>1</sup> Was seinerseits durch die günstigen Verhältnisse des polar-arktischen Sommers ermöglicht wird (vgl. S. 191). Es scheint mir gar nicht sicher, dass die im Spätherbst erzeugten Dauereier wirklich überwintern und sich dann weiter entwickeln können.

europa gewöhnlichen Polyzyklie (gewöhnlich Dizyklie) verhält. WESENBERG-LUND (1894) und EKMAN (1904) sind der Ansicht, dass die erstere aus der letzteren durch Wegfall des zweiten Zyklus entstanden sei. ZSCHOKKE dagegen meint, dass die "zwei Geschlechtsperioden durch Rückschieben und Vorrücken zusammenfallen".

Meine Untersuchungen liefern keinen Beitrag zur Lösung dieser Frage, weshalb ich hier nicht auf sie eingehen will. WEIGOLD (1910), der allein diese Verhältnisse eingehend studiert hat, sagt jedoch (S. 112), dass die erste Sexualperiode in Süd- und Mittelschweden der arktischen entspricht: "Es handelt sich also offenbar um dieselbe Sexualperiode wie die einzige dort oben", und schliesst sich somit der Ansicht WESENBERG-LUNDS und EKMANS an, die auch mir die richtige scheint.

Neulich hat HABERBOSCH (1916, S. 141) erklärt: "Eigne Untersuchungen und theoretische Überlegungen zwingen mich, einen dritten Standpunkt zu vertreten, nach dem wohl eine Sexualperiode geschwunden sein mag, im Gegensatz zur Annahme WESENBERGS und EKMANS aber die Frühjahrsperiode". Die Gründe, die HABERBOSCH zu einer, wenigstens unserer gegenwärtigen Kenntnis nach zu urteilen, so eigentümlichen Ansicht gezwungen haben, wäre es interessant zu erfahren.

### Fortpflanzung der Copepoden.

Die Süsswassercopepoden Spitzbergens können in zwei biologische Gruppen geteilt werden, von denen die eine (Gruppe I) Arten umfasst, die auch während des Winters ihre Entwicklung fortsetzen, die andere (Gruppe II) dagegen solche, die den Winter in Ruhe überleben oder selbst vor Eintritt desselben sterben, und bei denen die Eier überwintern.

Zu Gruppe I gehört nur *Cyclops strenuus*. Wir haben oben gefunden, dass bei dieser Art nur die bei Eintritt des Winters oder im Laufe desselben erzeugten Eier sich vor dem nächsten Frühling nicht weiterentwickeln, dass aber dagegen die jungen Tiere während des Winters ihr Wachstum fortsetzen und abschliessen, um wahrscheinlich im Laufe desselben oder im Beginn der nächsten Vegetationsperiode sich fortzupflanzen und Eier zu erzeugen. Dadurch, dass die Eier zum grösseren Teile gleichzeitig ihre Entwicklungsperiode zu Anfang der Vegetationsperiode beginnen, bildet der Sommer im grossen und ganzen eine Wachstumsperiode, Herbst und Winter eine Fortpflanzungsperiode. Für die später im Frühling geborenen Individuen erstreckt sich die Wachstumsperiode auch auf den Winter und die Fortpflanzungsperiode auf den nächsten Frühling.

*Cyclops strenuus* hat eine einzige Generation im Laufe des Jahres. Die Art ist insofern perennierend, als sie während keiner Jahreszeit fehlt. Ausgewachsene Tiere fehlen jedoch während des Hochsommers,

während der Zeit, die zwischen dem Abschluss der Fortpflanzung im Frühling und dem Beginn der Fortpflanzung der nächsten Generation im Herbst liegt.

Infolge dieser Fortpflanzungsverhältnisse kann *Cyclops strenuus* nur in Gewässern vorkommen, in welchen eine fortgesetzte Entwicklung während des Winters möglich ist, d. h. in solchen, die nicht ausfrieren.

Zu Gruppe II gehören alle übrigen Arten, welche also den Winter in Ruhe entweder als Eier oder als ausgewachsene Tiere zubringen.

Unter ihnen hat *Eurytemora raboti* ein besonderes Interesse, weil bei ihr in einigen Gewässern zwei Generationen einander im Laufe des Sommers ablösen können. In anderen Fällen wird nur eine einzige Generation gebildet. In beiden Fällen stirbt der Bestand bei Eintritt des Winters aus, während die Eier überwintern. Gleichwie die folgenden Arten ist sie nicht von einem eventuellen Zufrieren der Gewässer abhängig.

Auf dieselbe Weise wie die Eingenerationsform von *E. raboti* verhalten sich *Marænobiotus brucei*, *Tachidius spitzbergensis* und in einigen Gewässern auch *Tachidius longicornis*.

*Cyclops crassicaudis* schliesst dagegen seine Fortpflanzung nicht im Herbst ab, sondern überwintert als ausgewachsen und pflanzt sich zu Beginn der nächsten Vegetationsperiode fort. Dies ist auch der Fall bei *Tachidius longicornis* in einigen Gewässern.

Alle diese Arten mit Ausnahme der Zweigenerationsform von *Eurytemora raboti* haben gleichwie *Cyclops strenuus* eine einzige Generation im Laufe des Jahres. Ihre Fortpflanzung fällt in den kältesten Teil der Vegetationsperiode, entweder ihren Beginn oder ihr Ende. Nach Abschluss der Fortpflanzung sterben sie. Der wärmste Teil der Vegetationsperiode wird durch das Wachstum ausgefüllt.

Dass die Fortpflanzung in den kältesten Teil verlegt ist, darf offenbar nicht als Zeichen einer Vorliebe für niedrige Temperaturen (Kaltwasserstenothermie) bei diesen Arten aufgefasst werden, sondern beruht sicherlich darauf, dass die wärmste und günstigste Zeit für das Wachstum notwendig ist.

Man hat ferner zu beachten, dass trotz der allerdings überschätzten arktischen Einförmigkeit der äusseren Verhältnisse so viele verschiedene Fortpflanzungstypen nicht nur rücksichtlich der verschiedenen Arten, sondern auch bei einer und derselben Art je nach den Gewässern, die sie bewohnen, vorkommen. Ich gebe nachstehend eine kurze tabellarische Übersicht über die verschiedenen Typen.

- I. Arten, die die Entwicklung während des Winters fortsetzen:  
*Cyclops strenuus*.
- II. Arten, die die Entwicklung während des Winters unterbrechen:



- A. Mit 2 Generationen (nur Eier überwintern):  
*Eurytemora raboti* (part.).
- B. Mit 1 Generation:
  - a. Ausgewachsene Tiere überwintern. Fortpflanzung zu Beginn der Vegetationsperiode:  
*Cyclops crassicaudis*,  
*Tachidius longicornis* (part.).
  - b. Nur Eier überwintern. Fortpflanzung am Ende der Vegetationsperiode:  
*Eurytemora raboti* (part.),  
*Marænobiotus brucei*,  
*Tachidius longicornis* (part.),  
*Tachidius spitzbergensis*.

Gleichwie ich es oben bei den Cladoceren (vgl. S. 529 ff.) gefunden habe, kann man auch hier in einigen Fällen konstatieren, dass die Entwicklung von Ei zu Ei oder von Ei zu ausgewachsenem Tier nur einen verhältnismässig geringen Teil der Vegetationsperiode in Anspruch nimmt. So z. B. hat *Tachidius longicornis* schon den  $\frac{3}{8}$  Eier in See XXI. Dass diese Eier nicht sofort sich weiterentwickeln, sondern wirklich überwintern, geht unzweideutig daraus hervor, dass sowohl am  $\frac{21}{8}$  als am  $\frac{12}{9}$  alle jüngeren Stadien fehlen und die ausgewachsenen an Zahl abnehmen. In diesem Falle bleibt ungefähr die halbe eisfreie Zeit von den Tieren unausgenutzt.

*Marænobiotus brucei* verhält sich anders. Hier sind zwar die Tiere schon Mitte des Sommers, d. h. von Ende Juli an, ausgewachsen und befinden sich in Kopulation, aber eine Eibildung findet erst sehr spät statt, wahrscheinlich erst kurz vor der Zeit des Zufrierens.

*Tachidius spitzbergensis* scheint sich auf ähnliche Weise zu verhalten.

Überhaupt scheint die Regel zu gelten, dass bei den Tieren (Arten oder Populationen), deren Eier überwintern, das Stadium der vollen Ausbildung schon früh im Sommer erreicht wird, während diejenigen Tiere (Arten oder Populationen), die selbst ausgewachsen überwintern, dieses Stadium sehr spät erreichen.

Ein typisches Beispiel der letzteren Kategorie bietet *Cyclops crassicaudis*, von der nur in den allerletzten Proben ausgewachsene Exemplare vorhanden sind. Für *Cyclops strenuus* und die Zweigenerationsform von *Eurytemora raboti* gilt jedoch nicht diese Regel.<sup>1</sup>

Die Ursache dafür, dass einige Arten so frühzeitig während der Vegetationsperiode ausgewachsen werden und in einigen Fällen auch Eier produzieren, wo doch jedenfalls die Eier sich erst im nächsten Frühling weiterentwickeln, lässt sich gegenwärtig nicht sicher bestimmen. Möglicherweise beruht es darauf, dass die für das Wachstum dieser Arten geeignete Zeit so sehr viel kürzer ist als die eisfreie Zeit in ihrer Ge-

<sup>1</sup> Sie kommen nur in Gewässern vor, die nicht oder nicht so früh ausfrieren.

samtheit. Wahrscheinlicher scheint es mir aber, dass die Eier in einigen der Fälle eine gewisse Zeit beanspruchende Nachreife vor der Überwinterung erfordern (*T. longicornis*), oder dass ihre Reife in den Ovarien eine besonders lange Zeit in Anspruch nimmt (*M. brucei*). Wie dem auch sei, so hat die Erscheinung ihr Interesse nicht zum wenigsten wegen der Ähnlichkeit mit dem, was ich oben bei den Cladoceren geschildert habe, und verweise ich auf die dort vorgelegte Theorie (S. 531).

Im übrigen sei auf die ausführliche Behandlung der verschiedenen Arten verwiesen.

Ich habe es hier wie überhaupt, wo es sich um die Fortpflanzung der Copepoden handelt, vermieden, von monozyklischen und dizyklischen Formen zu sprechen, welche Ausdrücke oft angewandt werden, um zu bezeichnen, dass eine bzw. zwei Generationen im Laufe des Jahres existieren. Die Ausdrücke Monozyklie und Dizyklie (Polyzyklie) sind nämlich für diejenigen Tiergruppen präokkupiert, bei denen zwei verschiedene Fortpflanzungsweisen einander ablösen (Parthogenese und geschlechtliche Fortpflanzung, Subitan- und Dauereibildung), und sagen nichts über die Anzahl Generationen während einer bestimmten Zeit aus. Da etwas derartiges wie Azyklie, in der Bedeutung, in der der Ausdruck jetzt gebraucht wird, für die Copepoden undenkbar ist, so zeigt schon dies, dass diese Terminologie, abgesehen davon, dass auf sie bereits Beschlag gelegt ist, um etwas ganz anderes zu bezeichnen, nicht durchführbar ist. Statt diese Ausdrücke zu verwenden, habe ich ganz einfach von einer oder zwei Generationen und von Ein- oder Zweigenerationsformen gesprochen.

#### Fortpflanzung der Ostracoden.

Die Fortpflanzung der Ostracoden Spitzbergens bietet, wie zu erwarten, keine Variation oder besonders eigentümliche Züge dar. Die Vegetationsperiode scheint in allen Fällen von einer einzigen Generation in Anspruch genommen zu sein, die zu Beginn derselben aus überwinternden Eiern hervorgeht, und die zu Ende derselben stirbt, nachdem sie neue Eier erzeugt hat, welche überwintern. Die Tiere selbst überwintern nicht. Männchen habe ich bei keiner Art beobachtet.

Was die Fortpflanzung im übrigen betrifft, so scheint ein Teil der Eier innerhalb der Schale des toten Muttertieres zu überwintern. Man findet nämlich zu Beginn der Vegetationsperiode derartige Ostracodenschalen voll Eiern. JOHANSEN (1911, S. 333) hat dieselbe Beobachtung auf Grönland gemacht. Im übrigen werden die Eier sicherlich, wie ALM (1915, S. 236) meint, nach und nach und zwar wahrscheinlich mehrere Eier auf einmal gelegt. Wenigstens haben einige Weibchen mehrere fertige Eier gleichzeitig unter der Schale.

Von besonderem Interesse ist es, dass in einigen Fällen nur ungefähr die Hälfte der eisfreien Zeit von der Entwicklung von Eiern zu geschlechtsreifen, eiproduzierenden Individuen in Anspruch genommen wird. Die Übereinstimmung in dieser Beziehung mit dem, was ich oben betreffs Cladoceren und Copepoden geschildert habe, ist augenfällig und verweise ich auf die Behandlung dieser Sache auf S. 529 ff.

### C. Die Zusammensetzung der Süßwassercrustaceen-fauna Spitzbergens.

Um einen Überblick der Süßwassercrustaceenfauna Spitzbergens zu ermöglichen, will ich hier alle Originalangaben über auf Spitzbergen gefundene Süßwassercrustaceen in einer Tabelle vereinigen, um sodann nachzusehen, welche Funde als sicher betrachtet werden können.

	Von mirge- funden	Frühere Funde	
<b>Malacostraca:</b>			
Schizopoda:			
<i>Mysis oculata</i> FABR. var. <i>relicta</i> LOVÉN .	×	—	—
Amphipoda:			
<i>Gammaracanthus loricatus</i> (SABINE) var. <i>lacustris</i> G. O. SARS . . . . .	×	—	—
<b>Entomostraca:</b>			
Phyllopoda:			
<i>Branchinecta paludosa</i> (O. F. MÜLLER) .	—	1896	SARS
<i>Lepidurus arcticus</i> (PALLAS) . . . . .	×	1877	LILLJEBORG
		1886	SARS
		1897	RICHARD
		1898	»
		1917	BREHM
Cladocera:			
<i>Daphnia pulex</i> (DE GEER) . . . . .	×	1897	RICHARD
		1898 <sup>1</sup>	»
		1900	LILLJEBORG
		1917	BREHM
<i>Macrothrix arctica</i> G. O. SARS . . . . .	×	1897	RICHARD
		1898	»
		1900	LILLJEBORG
		1917	BREHM

<sup>1</sup> Als *D. pennata* MÜLLER.



	Von mirge- funden	Frühere Funde	
<i>Lynceus guttatus</i> G. O. Sars . . . . .	—	1897	RICHARD
		1917	BREHM
<i>Lynceus rectangulatus</i> G. O. Sars . . . . .	—	1900	LILLJEBORG
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. MÜLLER) . . . . .	×	1886	SARS
		1897	RICHARD
		1898	»
		1900	LILLJEBORG
		1917	BREHM
<b>Copepoda:</b>			
<i>Limnocalanus macrurus</i> G. O. Sars . . . . .	—	1889	DE GUERNE et RICHARD
<i>Eurytemora raboti</i> RICHARD . . . . .	×	1897	RICHARD
		1898	»
		1917	BREHM
<i>Cyclops viridis</i> (JURINE)? <sup>1</sup> . . . . .	—	1898	RICHARD
<i>Cyclops bicuspidatus</i> CLAUS? <sup>2</sup> . . . . .	—	1897	»
<i>Cyclops bisetosus</i> REHBERG . . . . .	—	1897	SCOURFIELD
? . . . . .	—	1898	RICHARD
<i>Cyclops vicinus</i> ULJANIN . . . . .	—	1901	LILLJEBORG
<i>Cyclops strenuus</i> FISCHER (nach LILLJEBORG) . . . . .	×	1901	»
<i>Cyclops strenuus</i> FISCHER (nach Sars) . . . . .	—	1913	SARS
<i>Cyclops crassicaudis</i> G. O. Sars . . . . .	×	—	—
<i>Marxeniobiotus brucei</i> (RICHARD) . . . . .	×	1898	RICHARD
		1917	BREHM
<i>Tachidius discipes</i> GIESBRECHT . . . . .	—	1917	»
<i>Tachidius longicornis</i> OLOFSSON . . . . .	×	1917a	OLOFSSON
<i>Tachidius spitzbergensis</i> OLOFSSON . . . . .	×	1917a	»
<b>Ostracoda:</b>			
<i>Eucypris glacialis</i> (G. O. Sars) . . . . .	×	1886 <sup>3</sup>	SARS
		1917	BREHM
<i>Eucypris arctica</i> n. sp. . . . .	×	—	—
<i>Cyclocypris ovum</i> (JURINE) . . . . .	—	1914a	ALM
<i>Candona candida</i> (O. F. MÜLLER) . . . . .	—	1886	SARS
<i>Candona rectangulata</i> ALM . . . . .	×	—	—

Was die hier aufgeführten Arten betrifft, so dürften alle älteren Funde, die durch die meinen bestätigt worden, als sicher anzusehen sein.

<sup>1</sup> = *C. vulgaris* KOCH (nach Sars 1913).

<sup>2</sup> = *C. pulchellus* KOCH (nach Sars 1913).

<sup>3</sup> Unter dem Namen *Cypris Jurinei* ZADDACH. Berichtigt von Sars 1890.

Meine Beobachtungen stützen sich nämlich auf ein grosses Material und mehrere Exemplare von jeder Art.

Die übrigen älteren Funde dürften dagegen eine genauere Prüfung benötigen.

Was zunächst *Branchinecta paludosa* anbelangt, so sagt Sars (1896, S. 57) ganz kurz, dass sie "später an verschiedenen anderen Orten wiedergefunden worden ist", u. a. auf Spitzbergen, ohne näher anzugeben, woher dieser Fund stammt. Da eine Angabe in der Literatur, auf die Sars sich stützen kann, nicht vorliegt und die Art auch später nicht auf Spitzbergen gefunden worden ist, so dürfte Sars' Angabe als zweifelhaft anzusehen und die Art bis auf weiteres aus der Spitzbergener Fauna zu streichen sein.

Obwohl ich *Lynceus guttatus* Sars in meinen zahlreichen Proben nicht gefunden habe, muss man jedoch diese Art als für die Spitzbergener Fauna sicher ansehen, nachdem der Fund Richards von Brehm neulich (1917) bestätigt worden ist.

Dass *Lynceus rectangulus* von Lilljeborg für Spitzbergen angeführt worden ist, beruht zweifellos auf einem Irrtum. Lilljeborg beruft sich hierfür nämlich auf Richard ("nach Richard"). Richard selbst führt die Art jedoch nicht auf.

Von *Limnocalanus macrurus* sagen De Guerne und Richard (1889, S. 78): "Le professeur Lilljeborg nous apprend etc. — — — et qu'on l'a recueillie au Spitzberg etc.". Diese Funde beziehen sich zweifellos auf *Limnocalanus grimaldii* (Guerne) und sind marin in Übereinstimmung mit den Angaben, die Sars (1897, S. 39) nach Lilljeborg liefert.

Die Süsswasserform *L. macrurus* ist demnach aus der Fauna Spitzbergens zu streichen. Fände sie sich dort, so hätte ich sie übrigens in den hierzu sehr geeigneten Seen auf Credners Moräne (Reliktsee u. a.) antreffen müssen.

Was *Cyclops viridis* betrifft, so kann sie ohne weiteres aus der Spitzbergener Fauna gestrichen werden. Richard (1898) sagt nämlich nur, er habe beobachtet "individus tous très jeunes et indéterminables, paraissent voisins de *C. viridis* à faciès pélagique".

Eben dies gilt auch für *Cyclops bicuspidatus* (Claus).

Richards (1897) Bestimmung bezieht sich nämlich auf "cinq exemplaires non adultes". Er sagt weiter: "Etant donné l'âge des individus observés il est impossible de dire s'il s'agit réellement de l'espèce de Claus ou de *C. bisetosus* de Rehberg". Wahrscheinlich bezieht sich dieser Fund gleichwie Richards (1898) Fund von *C. bisetosus* auf *Cyclops crassicaudis*, eine Vermutung, die ich bereits oben näher motiviert habe (S. 498). Auch der Fund von *C. bisetosus* ("probablement") bezieht sich nämlich auf junge Exemplare.

Desgleichen dürfte der von Scourfield (1897) gefundene *C. bisetosus* zweifellos als *C. crassicaudis* anzusprechen sein. Scourfield hat nur

Männchen vor sich gehabt. Dass er diese der sehr nahestehenden Art *C. bisetosus* zugewiesen hat, ist nicht erstaunlich, um so weniger als *C. crassicaudis* nur durch SARS' in norwegischer Sprache verfasste Arbeit von 1863 bekannt war.

Von *C. vicinus* sagt LILLJEBORG (1901, S. 28): "Im übrigen habe ich Gelegenheit gehabt, auf Beeren Eiland und Spitzbergen erbeutete Exemplare zu untersuchen, wohin die Art wahrscheinlich durch Walfänger eingeführt worden ist, da sie eigentlich eine südliche Art zu sein scheint." Schon LILLJEBORG hält sie also für eigentlich nicht zur Spitzbergener Fauna gehörig. Da sie von mir dort nicht wiedergefunden worden ist, bedarf LILLJEBORGS Angabe weiterer Bestätigung, bevor die Art als auf Spitzbergen heimisch angesehen werden kann.

Was SARS' (1913) Angabe über seine Art *C. strenuus* FISCHER (nicht *C. strenuus* FISCHER nach LILLJEBORG) betrifft, so muss sie auf einem Irrtum beruhen. Spitzbergen wird von SARS für diese Art unter "distribution" angeführt. Richtigerweise ist dieses Lokal unter "distribution" für *C. abyssorum* SARS (nach SARS 1913) aufzuführen, wo es jetzt nicht angegeben ist (vgl. S. 482).

Hinsichtlich des von BREHM (1917) für Spitzbergen aufgeführten *Tachidius discipes* GIESBRECHT scheint es mir nicht ausgeschlossen, dass die Art *T. spitzbergensis* OLOFSSON statt dessen vorgelegen hat. Hierfür spricht vor allem, dass diese letztere Art auf Spitzbergen in geeigneten Gewässern ziemlich gemein vorkommt, nebst dem Umstand, dass diese Arten einander sehr ähneln. Da die Behandlung der Harpacticiden bei BREHM weniger sorgfältig erscheint, erachte ich es für berechtigt, eine Bestätigung zu erwarten, ehe man sie unter die sicheren Spitzbergener Arten einreicht.

*Cyclocypris ovum* (JURINE) ist von ALM (1914 a, S. 8) in d.  $\frac{31}{8}$  1868 auf Spitzbergen (Smeerenberg) genommenen Proben gefunden worden.

Betreffs *Candona candida* ferner scheint mir kein Zweifel darüber obzuwalten, dass SARS' (1886) Funde sich nicht auf diese Art beziehen, sondern auf die neulich beschriebene *C. rectangulata* ALM. Während ich kein einziges Exemplar von *C. candida*, nicht einmal an SARS' Fundort (Adventbai), gefunden habe, ist dagegen *C. rectangulata* so gewöhnlich, dass sie nicht gut in SARS' Proben gefehlt haben kann. Man hat im übrigen zu beachten, dass auch SARS' (1886) Bestimmung von *Cypris jurinei* sich als irrtümlich erwiesen hat (sie ist von SARS selbst 1890 berichtigt worden), was darauf deutet, dass SARS bei dieser Gelegenheit nicht so sorgfältig wie gewöhnlich die Ostracoden geprüft hat. Der Schalenform nach ähneln sich auch *C. rectangulata* und *C. candida* in hohem Grade.

Von den in der obigen Tabelle aufgeführten 27<sup>1</sup> Süßwassercrustaceen von Spitzbergen bleiben somit nur 17 übrig, die als völlig gesichert an-

<sup>1</sup> *C. strenuus* FISCHER (nach SARS) wird da als besondere Art gerechnet, verschieden von *C. strenuus* FISCHER (nach LILLJEBORG).



gesehen werden können, wenn man die von mir gefundenen relikten Eis-meerarten und die gleichfalls relikten *Tachidius*-Arten mitrechnet. Meine Untersuchungen haben also, statt die Artanzahl zu vermehren, sie vielmehr dadurch vermindert, dass sie einige ältere, zweifelhafte und nachweislich unrichtige Funde ausrangiert hat.

Von diesen 17 Arten waren jedoch nur 10 zuvor auf Spitzbergen gefunden. 7 sind für die Spitzbergener Fauna neu.

Sichere Spitzbergener Formen sind also nur folgende Süsswasser-crustaceen:

#### Malacostraca.

*Mysis oculata* FABR. var. *relicta* LOVÉN.

*Gammaracanthus loricatus* (SABINE) var. *lacustris* SARS.

#### Entomostraca.

*Lepidurus arcticus* (PALLAS).

*Daphnia pulex* (DE GEER).

*Macrothrix arctica* SARS.

*Lynceus guttatus* SARS.

*Chydorus sphaericus* (MÜLLER).

*Eurytemora raboti* RICHARD.

*Cyclops strenuus* FISCHER (nach LILLJEBORG).

*Cyclops crassicaudis* SARS.

*Marænobiotus brucei* (RICHARD).

*Tachidius longicornis* OLOFSSON.

*Tachidius spitzbergensis* OLOFSSON.

*Eucypris glacialis* SARS.

*Eucypris arctica* n. sp.

*Cyclocypris ovum* (JURINE).

*Candona rectangulata* ALM.

Sieht man nun ferner zu, welche Arten auf den übrigen arktischen Inseln vorhanden sind, die EKMÁN (1904) zusammen mit Spitzbergen ein tiergeographisches Gebiet bilden lässt, nämlich Jan Mayen, Franz-Joseph-Land und Bären-Insel, so findet man folgendes:

Jan Mayen:		
<i>Macrothrix arctica</i> SARS . . . . .	1897	RICHARD
Franz-Joseph-Land:		
<i>Cyclops brucei</i> SCOTT . . . . .	1899	SCOTT
<i>Marænobiotus vejdoskýi</i> MRÁZEK . . . . .	1899	»
<i>Cyclocypris globosa</i> (SARS) . . . . .	1899	»
<i>Herpetocypris? dubia</i> SCOTT . . . . .	1899	»
<i>Herpetocypris arctica</i> SCOTT . . . . .	1899	»
<i>Candona harmsworthi</i> SCOTT . . . . .	1899	»

Was diese von SCOTT gefundenen Arten betrifft, so habe ich bereits oben (S. 497—498) nachgewiesen, dass *Cyclops brucei* SCOTT sicherlich mit *Cyclops crassicaudis* SARS identisch ist. In einer früheren Arbeit (OLOFSSON 1917 a) habe ich auch zu beweisen versucht, dass die von SCOTT beschriebene *Maranobiotus*-Art *M. brucei* RICHARD ist und nicht *M. vej-dovskji* MRÁZEK.

Was die Ostracoden betrifft, so hat man ohne weiteres die beiden Arten *Cyclocypris globosa* SARS und *Herpetocypris? dubia* SCOTT zu streichen. Die erstere ist nämlich bestimmt nach "single valves of an Ostracod, apparently identical with *C. globosa*". SCOTT führt sie auch mit Fragezeichen in "Explanation of the plates" auf. Von der anderen, die SCOTT mit Fragezeichen hinter dem Gattungsnamen anführt, sagt er selbst (S. 82): "It is just possible that *H. dubia* may represent a somewhat immature stage of the next species". Sie wird von G. W. MÜLLER (1912) unter "genera dubia et species dubiae Cyprinarum" aufgeführt. SCOTTS Figur von der Furka (Pl. 4, Fig. 11) bezieht sich zweifellos auf ein defektes Exemplar.

Von den beiden anderen Ostracoden *Herpetocypris arctica* SCOTT und *Candona harmsworthi* SCOTT führt G. W. MÜLLER die erstere gleich der Art *dubia* unter "genera dubia et species dubiae", die letztere unter "species dubiae" auf. Man kann daher keine von diesen Ostracoden SCOTTS als sichere, der Fauna auf Franz-Joseph-Land angehörende Arten betrachten.

Meines Erachtens ist es am wahrscheinlichsten, dass sie den von den übrigen arktischen Inseln her bekannten Formen dieser Gattungen angehören. *Herpetocypris arctica* bezieht sich möglicherweise auf *Eucypris glacialis*, mit welcher die Zeichnungen recht wohl übereinstimmen. Die Länge für *H. arctica* wird von SCOTT zu 1,9 mm angegeben. Da bereits die Spitzbergener Form eine Länge von 1,77 mm erreicht, so ist diese Länge doch nicht ganz unglaublich. ALM (1914) vermutet auch, dass die Art mit *E. glacialis* identisch sei, ohne jedoch Gründe dafür anzugeben. Hierfür spricht des weiteren BREHMS (1911, S. 314) Angabe, dass er von Grönland Exemplare von dieser Art erhalten habe, die gross (Masse werden wie gewöhnlich nicht angegeben) und "am Rücken prächtig blaugrün gefärbt" gewesen seien. SCOTT (S. 83) sagt gerade von *H. arctica*: "colour bluish green".

Was *Candona harmsworthi* betrifft, so deuten SCOTTS Figur, Beschreibung und Längenangabe (1 mm) an, dass man es mit *Candona rectangulata* ALM zu tun hat. Da es indessen nicht möglich ist, diesen Punkt sicher zu entscheiden, so erachte ich es für das beste, hier diese Arten ganz beiseite zu lassen.

Auf Franz-Joseph-Land wären also, wenn man das oben Gesagte berücksichtigt, folgende Süßwassercrustaceen gefunden:

*Cyclops crassicaudis* Sars,  
*Marænobiotus brucei* (RICHARD)  
 und eine oder einige Ostracoden-Arten.

Bären-Insel:		
<i>Lepidurus arcticus</i> (PALLAS) . . . . .	1877	LILLJEBORG
	1898	RICHARD
	1900a	LILLJEBORG
<i>Daphnia longispina</i> (var.?) MÜLLER . . .	1898	RICHARD
	1900a	LILLJEBORG
<i>Macrothrix arctica</i> Sars . . . . .	1898	RICHARD
<i>Chydorus sphaericus</i> (MÜLLER) . . . . .	1898	»
	1900a	LILLJEBORG
<i>Cyclops gigas</i> CLAUS . . . . .	1900a	»
<i>Cyclops viridis</i> (JURINE) <sup>1</sup> . . . . .	1898	RICHARD
<i>Cyclops vicinus</i> ULJANIN . . . . .	1900a	LILLJEBORG
<i>Cyclops strenuus</i> FISCHER . . . . .	1900a	»
<i>Marænobiotus brucei</i> (RICHARD) . . . . .	1898	RICHARD
<i>Eucypris glacialis</i> (Sars) . . . . .	1898	»
	1900a	LILLJEBORG
<i>Candona candida</i> O. F. MÜLLER . . . . .	1900a	»

Von diesen Arten dürfte nur *C. viridis* (JURINE) (und möglicherweise *C. vicinus*; vgl. S. 539) zu streichen sein, da dieser Fund RICHARDS sicherlich sich auf *C. gigas* CLAUS bezieht, worauf bereits LILLJEBORG (1900 a, S. 5) hingewiesen hat. Ob der Fund von *Candona candida* wie auf Spitzbergen auch hier sich auf *C. rectangulata* bezieht, muss dahingestellt bleiben.

Die Süßwasserfauna der Bären-Insel bestände demnach aus folgenden Crustaceen:

*Lepidurus arcticus* (PALLAS).  
*Daphnia longispina* MÜLLER.  
*Macrothrix arctica* Sars.  
*Chydorus sphaericus* (MÜLLER).  
*Cyclops gigas* CLAUS.  
*Cyclops vicinus* ULJANIN(?).  
*Cyclops strenuus* FISCHER.  
*Marænobiotus brucei* (RICHARD).  
*Eucypris glacialis* (Sars).  
*Candona candida* O. F. MÜLLER.

Sieht man bis auf weiteres von den relikten Malacostraken, die bei der Diskussion der Zusammensetzung und Herstammung der Fauna ein

<sup>1</sup> = *C. vulgaris* KOCH (nach Sars 1913).



mehr spezielles Interesse haben, ab, so findet man, dass die Süßwasserfauna auf den verschiedenen hier behandelten arktischen Inseln aus folgenden Entomostraken-Arten besteht:

	Bären-Insel	Spitz-bergen	Franz-Joseph-Land	Jan Mayen
Entomostraca:				
<i>Lepidurus arcticus</i> (PALLAS) . . . . .	×	×	—	—
<i>Daphnia pulex</i> DE GEER . . . . .	—	×	—	—
<i>Daphnia longispina</i> MÜLLER . . . . .	×	—	—	—
<i>Macrothrix arctica</i> SARS . . . . .	×	×	—	×
<i>Lynceus guttatus</i> SARS . . . . .	—	×	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i> (MÜLLER) . . . . .	×	×	—	—
<i>Eurytemora raboti</i> RICHARD . . . . .	—	×	—	—
<i>Cyclops gigas</i> CLAUS . . . . .	×	—	—	—
<i>Cyclops vicinus</i> ULJANIN . . . . .	?	—	—	—
<i>Cyclops strenuus</i> FISCHER . . . . .	×	×	—	—
<i>Cyclops crassicaudis</i> SARS . . . . .	—	×	×	—
<i>Marænobiotus brucei</i> (RICHARD) . . . . .	×	×	×	—
<i>Tachidius longicornis</i> OLOFSSON . . . . .	—	×	—	—
<i>Tachidius spitzbergensis</i> OLOFSSON . . . . .	—	×	—	—
<i>Eucypris glacialis</i> (SARS) . . . . .	×	×	?	—
<i>Eucypris arctica</i> n. sp. . . . .	—	×	—	—
<i>Cyclocypris ovum</i> (JURINE) . . . . .	—	×	—	—
<i>Candona candida</i> (O. F. MÜLLER) . . . . .	×	—	—	—
<i>Candona rectangulata</i> ALM . . . . .	—	×	?	—

Die ungewöhnlich geringe Anzahl bekannter Arten von Franz-Joseph-Land und Jan Mayen veranlasst mich, bis auf weiteres von ihnen abzusehen.

Was die Fauna der Bären-Insel betrifft, so finden sich alle Arten derselben mit einer Ausnahme auf dem nächstgelegenen Teil der skandinavischen Halbinsel wieder. Die genannte Ausnahme wird von *Marænobiotus brucei* gebildet, der auch auf Spitzbergen vorkommt und auf dem Festlande durch eine nahestehende Art, *M. insignipes* (LILLJEBORG), ersetzt worden ist (siehe unten).

Die Spitzbergener Fauna wiederum kann in zwei Gruppen geteilt werden, von denen die eine Arten umfasst, die ausser von Spitzbergen auch von anderen arktischen Gegenden her bekannt sind, die andere solche Arten, die für die Spitzbergener Fauna eigentümlich sind.

Zu der ersten Gruppe gehören:<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Zu dieser Gruppe gehört wahrscheinlich auch die neue Art *Eucypris arctica* MIHL.

*Lepidurus arcticus.*  
*Daphnia pulex.*  
*Macrothrix arctica.*  
*Lynceus guttatus.*  
*Chydorus sphaericus.*  
*Cyclops strenuus.*

*Cyclops crassicaudis.*  
*Marænobiotus brucei.*  
*Eucypris glacialis.*  
*Cyclocypris ovum.*  
*Candona rectangularata.*

Mit Ausnahme von *Lepidurus arcticus* und *Marænobiotus brucei* sind diese Arten auch von der nördlichen Küstenstrecke der skandinavischen Halbinsel, d. h. dem nördlichsten Norwegen und der Murmanküste, her bekannt (Zusammenfassung bei OLOFSSON 1917). *Lepidurus arcticus* kommt an anderen Stellen im nördlichen Skandinavien vor (siehe oben). Nur *Marænobiotus brucei* ist von hier nicht bekannt. Betreffs dieser Art hat man sich jedoch zu erinnern, dass die Süßwasser-Harpacticiden an der Nordküste Skandinaviens und der Kola-Halbinsel äusserst wenig bekannt sind. So z. B. kennt man nur drei Arten von hier, nämlich *Marænobiotus insignipes* (LILLJEBORG) (LILLJEBORG 1902), *Attheyella arctica* (LILLJEBORG) (SCOTT bei NORMAN 1903 und OLOFSSON 1917) sowie *Moraria brevipes* (SARS) (OLOFSSON 1917). Es ist daher sehr wohl möglich, dass *Marænobiotus brucei* wirklich hier vorkommt. Jedenfalls ist die sehr nahestehende Art *M. insignipes* vorhanden.

Auch wenn man diese Gruppe mit der Süßwasserfauna Grönlands (Zusammenfassung bei HABERBOSCH 1916) vergleicht, wird man finden, dass alle Arten mit Ausnahme von *Cyclops crassicaudis* sich dort wiederfinden.<sup>1</sup> Da *C. crassicaudis* offenbar zu den Arten gehört, die zuletzt entdeckt worden sind (vgl. auf Spitzbergen, wo die Art sehr verbreitet, von wo sie aber zuvor nicht beschrieben worden ist), was u. a. wahrscheinlich darauf beruht, dass während des Hochsommers nur Jugendstadien vorhanden sind, so ist damit nicht bewiesen, dass sie wirklich auf Grönland fehlt.

Berücksichtigt man, dass *Marænobiotus brucei* nicht in dem arktischen Küstengebiet des nördlichen Skandinaviens und *Cyclops crassicaudis* nicht auf Grönland gefunden sind, so ergibt sich also, dass alle anderen in der ersten Gruppe aufgeführten Arten gemeinsam für Spitzbergen und die nahegelegenen grossen arktischen Gebiete, die arktische Eismeerküste Skandinaviens und Grönland sind.

Die andere Gruppe besteht aus folgenden Arten:

*Eurytemora raboti.*  
*Tachidius longicornis.*  
*Tachidius spitzbergensis.*

<sup>1</sup> *Marænobiotus brucei* wird jedoch von BREHM (1911) mit Fragezeichen aufgeführt. BREHM beschreibt ausserdem von dort neu *M. danmarki* BREHM. HABERBOSCH (1916) führt von Grönland die Arten *M. vejdvorskyi* MRÁZEK und *M. insignipes* (LILLJEBORG), beide mit Fragezeichen, auf (vgl. OLOFSSON 1917 a).

Keine von diesen Arten ist von einer anderen arktischen Gegend her bekannt.

Das Charakteristischste für diese Gruppe ist, dass alle ihre Arten nicht nur Gattungen angehören, die als ursprünglich in Salz- oder Brackwasser heimisch angesehen werden müssen, sondern sogar selbst sowohl Brack- als auch Süßwasserformen sind. Wie ich es oben für jede Art besonders begründet habe (siehe z. B. *E. raboti*, S. 478), müssen sie sogar, wo sie in süßem Wasser vorkommen, als Relikten betrachtet werden.

In dieser Hinsicht stimmen sie mit den relikten Formen von Malacostraca überein und werden weiter unten teilweise zusammen mit diesen behandelt werden.

Um das zuletzt Gesagte zusammenzufassen, so findet man also, dass die Süßwasserentomostraken Spitzbergens in folgende zwei Gruppen eingeteilt werden können:

#### Gruppe I:

Echte Süßwasserformen, die ausser auf Spitzbergen auch in den angrenzenden arktischen Gebieten, nämlich an der arktischen Eismeerküste Skandinaviens und auf Grönland, vorkommen.

#### Gruppe II:

Ursprüngliche Brackwasserarten, die als Süßwasserformen relik und auf Spitzbergen beschränkt sind.

Über die Zusammensetzung der beiden Gruppen habe ich oben berichtet.

Für jede dieser beiden Gruppen erheben sich nun folgende Fragen:

Woher stammen die verschiedenen Arten her? Wie und wann wanderten sie ein?

Die Antwort hierauf will ich im nächsten Abschnitt zu liefern versuchen.

### D. Die Herstammung und Einwanderung der Fauna.

#### Gruppe I.

Echte Süßwasserformen, die ausser auf Spitzbergen auch in den angrenzenden arktischen Gebieten, nämlich an der arktischen Eismeerküste Skandinaviens und auf Grönland, vorhanden sind.



Das Vorkommen der hierhergehörigen Arten in Nordskandinavien und auf Grönland macht es wahrscheinlich, dass Spitzbergen diese Faunaelemente von einem dieser Gebiete her erhalten hat. Dies unter der Voraussetzung, dass die Süßwasserfauna Spitzbergens in ihrer Gesamtheit in postglazialer Zeit eingewandert ist.

Vorauszusetzen, dass ein Teil der Süßwasserfauna die Eiszeit auf Spitzbergen hätte überleben können, kann vielleicht überflüssig erscheinen, da bereits die gesamte Süßwasserfauna Skandinaviens als in postglazialer Zeit eingewandert angesehen werden muss. Da jedoch, was die Gefäßpflanzenflora betrifft, NATHORST (1883) mit dieser Möglichkeit rechnet und hierzu u. a. bemerkt (S. 75): "Man kann gegenwärtig demnach nur sagen, dass es möglich und sogar wahrscheinlich ist, dass einige wenige der Pflanzen Spitzbergens sich dort während der Eiszeit haben erhalten können, und dass sie somit dorthin nicht während der postglazialen Zeit eingewandert zu sein brauchen", so scheint es mir notwendig, auch diese Möglichkeit einer Diskussion zu unterziehen.

Einleitungsweise will ich hierbei kurz über die quartärgeologischen Verhältnisse auf Spitzbergen während und nach der Eiszeit berichten. Ich gründe meine Darstellung auf die Zusammenfassung und die neuen Beiträge zu dieser Frage, die B. HÖGBOM in seinen Arbeiten "Bidrag till Isfjordsområdets kvartärgeologi" (1911) und "Om Spetsbergens Mytilustid" (1913) geliefert hat. Eine Diskussion der grösseren Arbeiten, die diese Probleme behandeln, liegt ausserhalb des Rahmens meiner Arbeit und meiner Kompetenz.

HÖGBOM weist (S. 39) nach, dass die Eisdecke so peripher wie in der Nähe der Mündung des Eisfjordes (die Eisscheide wahrscheinlich nördlich von der Inselgruppe oder im nördlichsten Teil derselben) mindestens 600 m mächtig gewesen ist, und dass auch die mächtige Gebirgskette der Westküste von dem Eise überschritten worden sein muss. Nur vereinzelte hohe Gipfel können über diese Eisdecke in Form von Nunataks emporgeragt haben. Offene Gewässer sind wahrscheinlich nicht vorhanden gewesen und fehlen auch jetzt auf allen den zahlreichen hohen Bergen und Abhängen, die ich besucht habe. Auch wenn vereinzelte niedrigere moosbewohnende Arten also möglicherweise während der Eiszeit, unter Voraussetzung einer spärlichen Flora, haben existieren können, so dürfte doch das Vorhandensein einer höheren, aus Entomostraken bestehenden Süßwasserfauna als ausgeschlossen anzusehen sein.

Die Eiszeit wurde durch eine Periode abgeschlossen, wo nur die Täler von Eisströmen angefüllt waren. Es ist jedoch möglich, dass diese Fjordvereisung als eine Eiszeit für sich zu betrachten ist. Jedenfalls will es scheinen, als wenn diese Fjordvereisung und die grosse Vereisung durch einen sehr beträchtlichen Zeitraum von einander geschieden gewesen wären. Es hat also während einer langen Zeit vor dem Ende der Fjordvereisung eisfreies Land und damit die Möglichkeit für die

Einwanderung einer Süßwasserfauna bestanden. Wahrscheinlich ist auch ein Teil der zu dieser Gruppe gehörigen Arten damals eingewandert, und zwar hat man meines Erachtens hierbei zunächst an die Arten zu denken, die nun die geringsten Forderungen an ihren Aufenthaltsort stellen, nämlich *Cyclops crassicaudis*, *Marconibiotus brucei* und *Candona rectangulata*.

Am Ende der Fjordvereisung lag das Land viel niedriger als jetzt; die höchste marine Grenze im Eisfjord wird von HÖGBOM zu 70—80 m ü. d. M. berechnet. Nach DE GEERS (1910) Ansicht liegt sie auf 60—70 m Höhe. Als die Landhebung um ca. 70 % fortgeschritten war und das Meer also 20—25 m höher als jetzt stand, herrschte nach dem Ausweis zahlreicher fossiler Reste ein Klima, das für einige Fauna- und Floraelemente günstiger war als das gegenwärtige. Diese Zeit, die die Mytiluszeit genannt wird, hat bis gegen die Zeit des Aufhörens der Landhebung hin gereicht.

HÖGBOM konstatiert ferner, dass die Mytiluszeit eine späte Epoche in der postglazialen Zeitrechnung ist, sowie dass, der Vergletscherung nach zu urteilen, das Klima Spitzbergens in postglazialer Zeit nicht schlechter gewesen ist als jetzt, und dass das gegenwärtige Klima ungefähr dem entsprechen dürfte, das vor dem Beginn der Mytiluszeit herrschte. Er weist auch darauf hin, dass die Landhebung nun als abgeschlossen angesehen werden muss.

Der grössere Teil der von mir untersuchten Gewässer liegt auf Niveaus unter der marinen Grenze. Auch wenn Spitzbergen den grösseren Teil seiner Süßwasserfauna unmittelbar nach dem Ende der Fjordvereisung und während verschiedener Stadien derselben erhalten hat, so haben diese Gewässer doch ihre Fauna erst in sehr später Zeit, genauer bestimmt während und nach der Mytiluszeit, erhalten.

Bei der Einwanderung der Fauna nach Spitzbergen muss ferner eine Landverbindung mit angrenzenden arktischen Gebieten als ausgeschlossen angesehen werden, da das Land in postglazialer Zeit niemals höher als jetzt gelegen hat. Eine solche Landverbindung hätte auch einen bedeutend grösseren Artenreichtum bei der Spitzbergener Fauna ermöglichen müssen, als ihn die Süßwasserentomostraken jetzt im Vergleich z. B. mit der arktischen Eismeerküste Skandinaviens, mit der die Landverbindung am ehesten stattgefunden haben müsste (vgl. NATHORST 1883), aufweisen. Gruppe I umfasst nämlich auf Spitzbergen nur 11 Arten, während von der Eismeerküste Skandinaviens über 70 Arten bekannt sind. Hierzu kommt, dass die Süßwasserfauna auf Spitzbergen sicherlich besser bekannt ist, weshalb zu erwarten ist, dass der Unterschied sich in Zukunft als noch grösser herausstellen wird.

Für die Einwanderung der oben behandelten Arten (Gruppe I) nach Spitzbergen bleibt also nur passive Verbreitung von angrenzenden arktischen Gebieten übrig. Sowohl von Nordeuropa als von Grönland

kann man auf Grund der Zusammensetzung der Fauna erwarten, dass die Verbreitung stattgefunden hat. Da die meisten dieser Arten auch auf der Bären-Insel vorkommen, ist es jedoch wohl wahrscheinlich, dass die Verbreitung von Nordeuropa her stattgefunden hat. Hierfür spricht auch, dass sowohl der Strich der Vögel als die Meeresströmungen, die Faktoren, mit denen man hierbei in erster Linie zu rechnen hat, in der Richtung von Europa nach Spitzbergen gehen.

Man kann es also betreffs der zur Gruppe I gehörigen Arten als sicher betrachten, dass sie in postglazialer Zeit passiv nach Spitzbergen von Nordeuropa verbreitet worden sind, und dass sie erst in später Zeit die niedriggelegenen Gewässer, wo sie nun in der Regel vorkommen, bevölkert haben.

### Gruppe II.

Ursprüngliche Brackwasserarten, die als Süßwasserformen relik und auf Spitzbergen beschränkt sind.

Vertreter der hierhergehörigen Gattungen finden sich jetzt in den Küstengegenden Nordeuropas und auch an dessen arktischer Eismeerküste. So z. B. ist die *Eurytemora raboti* nahestehende Art *E. affinis* POPPE von der Insel Kolgujuv (ZYKOFF 1905) und var. *hirundoides* (NORDQVIST) von der Westküste Norwegens her (SARS 1903, NORDGAARD 1907) bekannt. Die beiden *Tachidius*-Arten *T. discipes* GIESBRECHT und *T. littoralis* POPPE sind u. a. von der östlichen Finmarkküste (SCOTT bei NORMAN 1903) bekannt. Eine andere *Tachidius*-Art (*T. incisipes* KLIE) ist an der Mündung der Weser an der Nordseeküste gefunden worden (KLIE 1913).

Auch wenn die übrigen Spitzbergener Arten sich in Zukunft als auf Spitzbergen beschränkt erweisen sollten, darf man doch annehmen, dass sie ursprünglich von denselben Gebieten wie die Gattungen im übrigen herkommen. Was *E. raboti* betrifft, so stammt sie unzweifelhaft von *E. affinis* ab, wenn auch die Verwandtschaft nicht so eng ist, wie man es im allgemeinen annimmt (vgl. TOLLINGER 1911, S. 233 und oben S. 468). *Tachidius spitzbergensis* OLOFSSON steht ferner *T. discipes* GIESBRECHT sehr nahe (vgl. OLOFSSON 1917 a).

Stellt es sich heraus, dass *E. raboti*, *T. longicornis* und *spitzbergensis* ausschliesslich auf Spitzbergen beschränkt sind, so dürfte daher anzunehmen sein, dass die obenerwähnten nahestehenden Formen vorher dorthin verbreitet worden sind. Die Stammform wäre dann ausgestorben und durch die gegenwärtige Art ersetzt worden, ganz wie *E. affinis* an der Westküste Norwegens durch var. *hirundoides* ersetzt worden ist. Da indessen die Brackwasserfauna noch zu wenig bekannt ist, so dürfte es verfrüht sein, *E. raboti* und *T. longicornis* und *spitzbergensis* als endemische Spitzbergener Formen zu betrachten.



Ob nun diese Arten endemisch und demnach die Stammformen anderenorts her verbreitet worden sind, oder ob sie selbst dies getan haben, so erübrigt es zu erforschen, wie und wann diese Verbreitung stattgefunden hat. Es ist da meines Erachtens das wahrscheinlichste, dass die Verbreitung mit Hilfe der Meeresströme vor sich gegangen ist, die Gegenstände, Treibholz oder Eis, auf denen die Tiere haben haften können, transportiert haben. Ein derartiger Transport muss am leichtesten von den Flussmündungen mit brackigem Wasser her stattfinden können, in denen diese Arten und ihre eventuellen Stammformen leben. Die Massen von Treibholz, die sich an der Küste Spitzbergens finden, zeigen, dass ein solcher Transport wirklich stattfindet. Beweise für Transport von Eis von Nordeuropa her finden sich auch. Dass diese Arten oder ihre Eier gelegentlich zusammen mit Erde o. dgl. von Ufern oder dem Grunde her an Holz oder Eis haben haften oder auch an Eis haben festfrieren können, ist auch nicht schwer zu verstehen. Ihr Vermögen, verschiedenen Salzgehalt zu vertragen (Euryhalinität), hat es ihnen ermöglicht, bei der Ankunft sich weiterzuentwickeln, wenigstens wenn diese treibenden Gegenstände in dem schwach salzigen oder fast süßen Wasser in der Nähe von Fluss- oder Bachmündungen Halt gemacht haben.<sup>1</sup>

Bezüglich des Vorkommens dieser Arten in Süßwasser auf Spitzbergen haben wir oben gefunden, dass die Süßwasserformen als Relikten aus einer Zeit betrachtet werden müssen, wo die Gewässer, in denen sie jetzt leben, noch in offener Verbindung mit den Fjorden standen. Als Süßwasserformen stammen sie also aus einer Periode der postglazialen Landhebung her. Dadurch, dass sie nur in den niedrigst gelegenen der von mir untersuchten Gewässer vorkommen, wird es auch möglich, einigermaßen zu bestimmen, wann ihr Süßwasserleben begann. Da man ferner annehmen muss, dass ihr Vermögen, in abgeschlossenen Teilen des Fjordes (die später Süßgewässer wurden) zu Süßwasserleben überzugehen, gleichgross während der ganzen Zeit gewesen ist, während der sie der Fauna des Fjords angehört haben, so liefert dieses ihr Vorkommen ein Mittel, zu entscheiden, wie lange sie der Spitzbergener Fauna angehört haben.

Wir finden da, dass keine dieser Arten auf höherem Niveau als einigen zehn Metern gefunden worden ist, und dass sie in den ca. 25 m ü. d. M. belegenen Gewässern auf der Diabas-Landspitze fehlen. Da diese Gewässer sehr günstige Bedingungen wenigstens für eine dieser Arten, nämlich *E. raboti*, darzubieten scheinen, so ist es also wahrscheinlich, dass diese der Fauna des Fjords nicht angehörte, als der Wasserstand desselben die Teiche erreichte. Sie wäre demnach erst in

<sup>1</sup> Eine Verbreitung reiner Süßwassertiere auf diese Weise wird dadurch unmöglich gemacht, dass sie bei der Ankunft keine Entwicklungsmöglichkeiten besitzen, falls sie nicht in rein süßes Wasser gelangen, wo sie weiterleben können, ein Zufall, der so gut wie ausgeschlossen sein dürfte.

später Zeit, genauer bestimmt nach dem Beginn der Mytiluszeit, in die Fjordfauna eingewandert.

Betreffs der *Tachidius*-Arten gilt diese Überlegung nicht, da die auf höherem Niveau liegenden Gewässer, die ich untersucht habe, aus anderen Gesichtspunkten für sie ungeeignet sein dürften.

Von besonderem Interesse ist das Eindringen dieser Arten in süßes Wasser auf dem Gebiet bei Credners Moräne. Da die relikten Malakostraken auch hier sich finden und ihre Reliktenexistenz denselben Verhältnissen zu verdanken haben, schiebe ich jedoch die diesbezügliche Diskussion bis zur Behandlung dieser Arten auf.

Von Gruppe II in ihrer Gesamtheit kann man sagen, dass sie sicherlich passiv von Nordeuropa her verbreitet worden ist. Betreffs *E. raboti* müssen wir diese Verbreitung in die Zeit nach dem Beginn der Mytiluszeit verlegen. In allen von mir untersuchten Süßgewässern sind sie noch jüngeren Datums (vgl. unten Gruppe III).

Zum Schluss führe ich als eine dritte Gruppe die beiden relikten Malakostraken auf.

### Gruppe III.

*Mysis oculata* FABR. var. *relicta* LOVÉN.

*Gammaracanthus loricatus* (SABINE) var. *lacustris* SARS.

Die Stammformen für diese, *G. loricatus* (SABINE) und *Mysis oculata* FABR., sind marine, zirkumpolar arktische Arten. Sie sind sicherlich bei Spitzbergen während der Eiszeit vorhanden gewesen, und ihr Vorkommen dort braucht nicht durch spätere Einwanderung erklärt zu werden.

Über die Ursache ihres Vorkommens als Relikten in süßem Wasser habe ich oben (S. 370 ff.) berichtet und will hier nur die Hauptzüge davon wiederholen.

Die Anpassung an süßes Wasser hat in dem durch einen Gletscher abgesperrten inneren Teil der Van Mijen-Bai stattgefunden, den ich nach seinem jetzigen Namen den Braganza-Eissee genannt habe. Die Absperrung, die in später Zeit — genauer bestimmt nach dem Ende der Mytiluszeit — geschah, resultierte in der allmählich sich vollziehenden Aussüßung des Braganza-Eissees, wodurch der Übergang zu rein süßem Wasser ermöglicht wurde. Als der Gletscher sich zurückzog, entleerte sich der Braganza-Eissee, aber Teile desselben sind noch heute in Form von Süßgewässern vorhanden. In den tiefsten dieser Gewässer finden sich nun *Gammaracanthus* und *Mysis* als Relikten aus jenem Eisseestadium.

Gleichzeitig mit diesen Arten wurden auch die zu Gruppe II gehörigen Arten<sup>1</sup> hier relik.

<sup>1</sup> *T. spitzbergensis* ist jedoch hier nicht gefunden.

Der wichtigste Unterschied zwischen diesen Gruppen besteht also, einwanderungsgeschichtlich gesehen, darin, dass für Gruppe II ein mehr direkter Übergang von Fjordleben zu Süßwasserleben durch Abtrennung kleinerer Brackgewässer vom Fjord möglich ist, während für Gruppe III die Anpassung in grösseren und tieferen, sich allmählich aussüssenden Fjordteilen geschehen musste. Dass Gruppe III auch in den tieferen Gewässern, die früher von dem Fjord abgetrennt wurden, ohne einem abgetrennten, allmählich ausgesüßten Fjordteil angehört zu haben (z. B. See I, See XXI), fehlt, spricht jedoch dafür, dass, auch wenn die Grösse und Tiefe der Gewässer im übrigen hinreichend sind, ein solcher mehr direkter Übergang für diese Arten nicht möglich ist.

Fasst man die obige Darstellung zusammen, so besteht also die Süßwasser crustaceenfauna Spitzbergens aus folgenden Elementen:

### Gruppe I:

Ursprüngliche Süßwasserarten, die in postglazialer Zeit passiv nach Spitzbergen verbreitet worden sind, vermutlich von Nordeuropa her. Sie sind sämtlich Autoimmigranten (EKMAN 1915).

- Lepidurus arcticus* (PALLAS).
- Daphnia pulex* (DE GEER).
- Macrothrix arctica* G. O. SARS.
- Lynceus guttatus* G. O. SARS.
- Chydorus sphaericus* (O. F. MÜLLER).
- Cyclops strenuus* FISCHER (nach LILLJEBORG).
- Cyclops crassicaudis* G. O. SARS.
- Marænobiotus brucei* (RICHARD).
- Eucypris glacialis* (G. O. SARS).
- Cyclocypris orum* (JURINE).
- Candona rectangulata* ALM.

### Gruppe II:

Ursprüngliche Brackwasserarten, die selbst als solche oder deren Stammformen in später postglazialer Zeit, vermutlich von Nordeuropa her, passiv nach Spitzbergen verbreitet worden sind, in dessen Süßgewässern sie jetzt relikte sind.

- Eurytemora raboti* RICHARD.
- Tachidius longicornis* OLOFSSON.
- Tachidius spitzbergensis* OLOFSSON.

### Gruppe III:

Ursprünglich marine arktische Arten, die sicherlich die Eiszeit an der Küste Spitzbergens überlebt haben und in später



postglazialer Zeit in Seen, die früher Teile abgesperrter, allmählich ausgesüster Fjordgebiete gebildet haben, relikte Süßwasserformen geworden sind.

*Mysis oculata* FABR. var. *relicta* LOVÉN.

*Gammaracanthus loricatus* (SABINE) var. *lacustris* SARS.

Gruppe I kann dann ihrerseits in folgende Unterabteilungen geteilt werden:

A. Holarktische eurytherme Arten:

*Daphnia pulex*.

*Lynceus guttatus*.

*Chydorus sphaericus*.

*Cyclocypris ovum*.

B. Holarktische stenotherme Kaltwasserarten:

*Cyclops strenuus*.

C. Arktisch-zirkumpolare Arten:

*Lepidurus arcticus*.

*Eucypris glacialis*.

*Candona rectangulata*.

Die Hierhergehörigkeit der *Candona rectangulata* ist etwas unsicher, ihre gegenwärtig bekannte Verbreitung spricht aber dafür, dass sie wirklich zirkumpolar ist (vgl. S. 525).

Was die übrigen Arten betrifft, so wäre *Macrothrix arctica* zunächst unter Unterabteilung A einzureihen, wenn man sie nur als eine Varietät von *M. hirsuticornis* betrachtet. Als selbständige Form ist sie bisher nur aus den Gegenden um den westlichen Teil des nördlichen Eismeers herum bekannt und ist als solche mit *Marænobiotus brucei* in eine Gruppe zu stellen (vgl. S. 449—450 und 507). Für diese beiden könnte man auch eine besondere Untergruppe bilden:

Untergruppe D:

*Macrothrix arctica*,

*Marænobiotus brucei*,

die möglicherweise zu streichen ist, wenn die Verbreitung dieser Arten besser bekannt ist. Wahrscheinlich gehören sie zu den arktisch-zirkumpolaren Arten (Untergruppe C).

Für *Cyclops crassicaudis* dagegen scheint es mir bei unserer gegenwärtigen Kenntnis von der Verbreitung der Art (vgl. S. 503 und 556) unzumutbar, eine besondere Untergruppe aufzustellen.

*Eucypris arctica*, die nur auf Spitzbergen gefunden ist, kann gleichfalls nicht in den obigen Gruppen untergebracht werden. In Anbetracht unserer unvollständigen Kenntnis der arktischen Entomostrakenfauna überhaupt erscheint es mir nicht angebracht, sie eine besondere Abteilung für sich, z. B. als endemische Spitzbergener Art, bilden zu lassen. Wahrscheinlich hat sie gleich den übrigen Arten in Gruppe I eine ausgedehntere Verbreitung.

Untergruppe A,<sup>1</sup> Holarktische eurytherme Arten, ist aufgestellt worden, weil die in der Regel für diese Arten angewandte Bezeichnung eurytherme Kosmopoliten fehlerhaft ist. EKMAN (1904) nennt diese mit einer richtigeren, aber nicht so distinkten Bezeichnung "eurytherme, oft kosmopolitische Arten" (S. 77). Andere Autoren, z. B. ALM (1914, S. 656), sprechen bestimmter von "eurythermen, kosmopolitischen Formen". Was sie hiermit meinen, ist jedoch nichts anderes, als dass die Arten in grossen Teilen von Europa und Asien und bisweilen Nordamerika vorkommen. Die Bezeichnung "kosmopolitisch" ist demnach vollständig fehlerhaft. Kommt die Art in ganz Europa und Asien vor, so ist sie paläarktisch, in ganz Nordamerika nearktisch, innerhalb dieser beiden Gebiete holarktisch zu nennen, in vollständiger Übereinstimmung mit dem, was in der Tiergeographie im übrigen anerkannter Gebrauch ist. So z. B. dürfte es wohl kaum jemandem einfallen, den auf die temperierten und kalten Teile der nördlichen Halbkugel beschränkten Wolf (*Canis lupus*) kosmopolitisch zu nennen.

Was die Reihenfolge der bei der Bezeichnung angewandten Ausdrücke betrifft, so habe ich es ferner vorgezogen, die geographische Bezeichnung, z. B. holarktisch, vor die biologische, z. B. stenotherm, zu setzen, weil oft auch das Endwort einen biologischen Teil enthält, z. B. Kaltwasserform, und die biologischen Bezeichnungen zweckmässigerweise beisammen bleiben müssen.

Gruppe C habe ich ferner arktisch-zirkumpolare Arten genannt und nicht, wie z. B. ALM (1914, S. 659), arktisch-zirkumpolare stenotherme Kaltwasserformen, weil der erstere Ausdruck völlig ebenso bezeichnend, kürzer und richtiger als der letztere ist. Die hier fraglichen Arten sind arktisch-zirkumpolar, und damit ist alles gesagt, was gesagt werden kann und gesagt zu werden braucht. Stenotherme Kaltwasserformen sind sie nur in ihrer Eigenschaft als arktisch-zirkumpolare Arten. Innerhalb dieser Gruppe müssen sie dagegen als sehr eurytherm betrachtet werden.

<sup>1</sup> Gilt auch betreffs der Untergruppe B.

## E. Bildet Spitzbergen zusammen mit Franz-Joseph-Land, Jan Mayen und der Bären-Insel eine besondere tiergeographische Subregion?

EKMANS (1904) hat bei der Diskussion seiner *boreo-subglazialen* Region mit einem gewissen Bedenken die obigen arktischen Inselgruppen als eine besondere tiergeographische Subregion zusammengestellt. Ich gebe hier seine diesbezüglichen Ausführungen wieder:

„Für sie sind besonders charakteristisch eine Harpacticide aus Spitzbergen, *Mesochra brucei*, die einzige Art ihrer Gattung, und eine Cyclopide aus Franz-Joseph-Land, *Cyclops brucei*. Auffallenderweise sind keine Centropagiden angetroffen worden, und auch im übrigen scheint die Region sehr artenarm zu sein. Die aufzuführenden Arten sind:

Phyllopoda.

*Lepidurus arcticus*.

Cladocera.

*Macrothrix hirsuticornis*.

Copepoda.

*Cyclops brucei*.

*Cyclops gigas*.

*Cyclops strenuus* (inkl. *scutifer*?).

*Mesochra brucei*.

Inwieweit diese Gebiete eine einheitliche Subregion bilden, muss gegenwärtig dahingestellt bleiben. Die Bäreninsel wäre möglicherweise besser mit den skandinavischen Hochgebirgen zu vereinigen.“

Wie wir oben gefunden haben, müssen die für dieses Gebiet charakteristischen Arten gestrichen werden. *Cyclops brucei* ist unzweifelhaft identisch mit *C. crassicaudis*, und *Mesochra brucei*, die der Gattung *Marænobiotus* zuzuweisen ist, findet sich wahrscheinlich auf Grönland und hat eine sehr nahestehende Form, *M. insignipes*, in Nordeuropa. Berücksichtigt man also nur die Arten, die meine oben geschilderte Gruppe I umfasst, so liegt kein Grund vor, diese Inselgruppen als eine besondere Subregion zu betrachten. In Übereinstimmung mit dem, was nach EKMANS Ansicht bezüglich der Bären-Insel gilt, können sie nur als Vorposten der grossen tiergeographischen Subregion betrachtet werden, die aus den arktischen Gegenden der skandinavischen Halbinsel und möglicherweise der Kolahalbinsel besteht. Die Süßwasserfauna der Kolahalbinsel und der skandinavischen Eismeerküste ist zwar noch nicht so gut bekannt, wie die der skandinavischen Hochgebirge es durch EKMANS eingehende Untersuchungen ist, aber unsere gegenwärtige Kenntnis läßt nicht zu



einer Aufteilung dieses Gebiets in mehrere tiergeographische Subregionen ein.

Was die übrigen Gruppen II und III betrifft, so haben sie ihr Süßwasserleben speziellen Ursachen zu verdanken und brauchen in diesem Zusammenhang nicht diskutiert zu werden.

## F. Welche allgemeinen tiergeographischen Schlussfolgerungen ermöglicht die Kenntnis der Süßwasserentomostrakenfauna Spitzbergens?

EKMAN (1915, S. 28) äussert sich in seiner sehr notwendigen und der Klärung der Frage förderlichen Arbeit "Vorschläge und Erörterungen zur Reliktenfrage in der Hydrobiologie" bei Besprechung der grossen Rolle, welche die Verbreitungsfähigkeit einer Art bei der Entscheidung ihrer Reliktnatur spielt, folgendermassen:

"Am geeignetsten für eine derartige Untersuchung sind indessen die arktischen Inseln. Spitzbergen, Island und wahrscheinlich auch Grönland sind nach den Aussagen der Geologen in ihrer ganzen Ausdehnung gleichzeitig mit dem nördlichen Europa vereist gewesen, sie können somit erst in spät- und postglazialer Zeit ihre Fauna bekommen haben. Ein Süßwassertier, das in diese Gegenden hat verschleppt werden können, besitzt eine so gute Verbreitungsfähigkeit, dass ein Auftreten in Mitteleuropa gar nicht auf einem Reliktwerden beruhen muss, und umgekehrt kann der Umstand, dass eine gegebene Kaltwasserart in sonst geeigneten Gewässern der arktischen Inseln fehlt, gute Stütze für eine Reliktentheorie betreffs ihrer mitteleuropäischen Kolonien liefern. Die detailliertere Erforschung der genannten Gebiete wäre daher eine sehr wichtige Aufgabe."

Meine Untersuchungen haben nun gezeigt, dass die Süßwasserfauna Spitzbergens eine sehr geringe Anzahl Arten umfasst, von denen ferner nur die, welche ich oben in Gruppe I vereinigt habe, hierbei in Betracht kommen können.

Der Beitrag zur Lösung der Frage, den diese Arten liefern, wird noch geringer dadurch, dass einige von ihnen seit alters als eurytherme, weitverbreitete Formen bekannt sind, für welche an eine Reliktnatur nie gedacht worden ist. Solche Arten sind *Daphnia pulex* und *Chydorus sphaericus*. Nimmt man *Macrothrix arctica* zusammen mit der sehr nahestehenden Art *M. hirsuticornis* (der Hauptart, wenn man so will), so kann diese auch hierhergerechnet werden.

Dagegen bestätigt bei einer Art ihr Vorkommen auf Spitzbergen ihre Natur als stenotherme Kaltwasserform mit ausgedehnter Verbreitung, nämlich bei *Cyclops strenuus*, gegen dessen umstrittene Reliktnatur sein

schon seit lange bekanntes Vorkommen auf Spitzbergen ein weiteres Moment bilden muss.

*Eucypris glacialis* wird von ALM (1914) zu den arktisch-zirkumpolaren stenothermen Kaltwasserformen gerechnet. Sie ist nur aus arktischen Gegenden bekannt. Dies gilt auch von *Candona rectangulata* ALM, obwohl man bei unserer gegenwärtigen Kenntnis von der Verbreitung dieser Art nicht sicher weiss, ob sie zirkumpolar ist.

Was die übrigen Arten anbelangt, so ist *Cyclops crassicaudis* bisher nur von einigen wenigen Stellen in Mittel- und Nordeuropa her bekannt gewesen (siehe S. 503). Dass die Art sich nun als auf Spitzbergen gemein vorkommend erwiesen hat, verleiht diesen Funden ein erhöhtes Interesse. Will man nämlich nicht annehmen, dass diese Funde auf Verbreitung in späterer Zeit beruhen, so bleibt kaum etwas anderes übrig als an ein Relikt vorkommen zu denken. Aus dem Auftreten der Art in temperierten Gegenden scheint deutlich hervorzugehen, dass sie sich gegenwärtig nicht innerhalb derselben verbreitet. So ist sie z. B. Jahre hindurch von LILLJEBORG (1901) in einem einzigen kleinen Gewässer in der Uppsalaer Gegend gefunden worden, fehlt aber sonst vollständig in dieser sehr gut untersuchten Gegend. Die Funde in Böhmen (MRÁZEK 1893) und Deutschland (VAN DOUWE 1903 u. a.) sind gleichfalls auf eine geringe Anzahl von Lokalen beschränkt. Man muss sich unwillkürlich fragen, worauf dieses äusserst lokale Vorkommen beruht, wenn die Art in später Zeit dahin verbreitet worden ist und Verbreitung demnach jetzt stattfinden kann.

Dass die Art auf einem dieser Lokale wirklich reliktd ist, wird des weiteren dadurch bestätigt, dass sie dort zusammen mit einer anderen Art vorkommt, die sich auch in arktischen Gegenden findet, nämlich *Moraria brevipes* (SARS), die von EKMAN (1904) in den schwedischen Hochgebirgen und von mir an der Murmanküste (OLOFSSON 1917) gefunden worden ist. Es ist dies an LILLJEBORGS Fundort bei Uppsala der Fall. Eigentümlicherweise sind diese beiden Arten auch sonst in denselben Gegenden gefunden worden, nämlich in der Christianiaer Gegend (SARS 1903—11, 1913), Böhmen (MRÁZEK 1893, 1894), Deutschland (SCHMEIL 1893, VAN DOUWE 1903), an der skandinavischen Eismeerküste [SCOTT bei NORMAN 1903 (*C. brucei*), OLOFSSON 1917]. Nur eine von diesen Arten ist aus folgenden Gegenden bekannt, nämlich *C. crassicaudis* aus Nordschweden (LILLJEBORG 1901) und von den arktischen Inseln [SCOTT 1899 (*C. brucei*), OLOFSSON], *M. brevipes* aus Schottland (SCOTT 1893), den schwedischen Hochgebirgen (EKMAN 1904) und der Schweiz (HABERBOSCH 1916).

Auch wenn man als sicher betrachten darf, dass diese beiden Arten in Zukunft sich als bedeutend gewöhnlicher vorkommend erweisen werden, so ist doch die Übereinstimmung zwischen den bisher bekannten Vorkommen sehr bemerkenswert und kann kaum bedeutungslos sein

Hierbei an eine mehr oder weniger rezente, gleichartige Verbreitung zu denken, erscheint mir allzu gewagt.

Die Ursache, weshalb sie andererseits sich eventuell auf den gegenwärtigen Fundorten hat halten können, ist schwer zu verstehen. Dass klimatische Bedingungen hierbei keine grössere Rolle gespielt haben, dürfte jedoch wahrscheinlich sein. Möglicherweise steht sie in Zusammenhang mit dem Auftreten konkurrierender Arten oder Feinde.

Da die diesbezüglichen Probleme nur wenig erforscht sind und die gegenwärtige Verbreitung der Arten sicherlich grösser ist, als die Funde es angeben, müssen jedoch die obigen Erwägungen recht unsicher bleiben. Ich habe mich hier kurz bei dieser Sache aufgehalten, da sie mir darauf hindeuten scheint, dass das Vorkommen einer Art auf Spitzbergen nicht notwendigerweise dafür zu sprechen braucht, dass die Art auf südlicheren Fundorten nicht reliktil ist. Ein Umstand, der hierbei vor allem Beachtung verdient, ist der, dass die Verbreitungsmöglichkeiten, die wir in der Regel höchst unbedeutend kennen, anders beschaffen in einer arktischen als in einer temperierten Gegend sein können und es auch wahrscheinlich sind (vgl. S. 503).

Betrachten wir ferner *Lepidurus arcticus*, so ist diese Art gleichwie *Eucypris glacialis* eine arktisch-zirkumpolare Form (vgl. S. 391). Da sie auf Lokalen fehlt, wo man das Vorkommen der Art als Relikt voraussetzen könnte, hat sie wie *Eucypris glacialis* kein direktes Interesse für diese Frage (siehe jedoch S. 391).

Dies ist auch der Fall bei *Marænobiotus brucei*, der nur aus Ländern um den westlichen Teil des nördlichen Eismeeress herum bekannt ist (vgl. S. 507).

Was EKMANS oben angeführte Bemerkung betrifft, so hat ferner die geringe Anzahl der auf Spitzbergen vorkommenden Arten zur Folge, dass man kaum die Reliktennatur bei einer mitteleuropäischen Kolonie einer Kaltwasserform als dadurch bestätigt ansehen kann, dass sie in der Fauna von Spitzbergen fehlt.

Infolge dieser ungünstigen Umstände hat die Spitzbergener Fauna sich als unermöglich erwiesen, die Hoffnungen zu erfüllen, die man im Anschluss an die guten und theoretisch wohlbegründeten Ideen EKMANS auf sie zu setzen wagen konnte.

## G. Verschiedene Typen von Gewässern und die Verteilung der Fauna in diesen. Plankton- und Vegetationsgebiet.

Wenn es gilt, die in faunistischer Hinsicht verschiedenen Typen von Süssgewässern, die sich auf Spitzbergen finden, einzuteilen, so kann



man sich mehrerer verschiedener Einteilungsgründe bedienen. Man kann sie einteilen nach Grösse und Tiefe in Seen, Teiche und Tümpel, nach der verschiedenen Ausbildung der submersen Vegetation in vegetationsreiche und vegetationsarme oder vegetationslose, nach der Lage im Verhältnis zu den postglazialen Niveauveränderungen in Gewässer, die früher Teile des Fjords ausgemacht, und solche, die stets über dem Wasserspiegel des Fjords gelegen haben, nach der Lage innerhalb verschiedener klimatischer Zonen, nach der Länge der eisfreien Zeit während des Sommers, in Reliktseen und ursprüngliche Süssgewässer, in alte Gewässer und junge, belegen auf in später Zeit aufgewühlten Moränen, permanente und temporäre, im Winter ausfrierende und nicht ausfrierende, in kalte und warme Gewässer usw.

Da alle diese Einteilungsmomente Einfluss auf die Zusammensetzung der Fauna ausüben, so darf bei einer natürlichen Einteilung keines von ihnen unbeachtet gelassen werden. Eine solche Einteilung würde indessen allzu weitläufig und wenig übersichtlich werden, weshalb ich es bei dem Bericht über die Verteilung der Fauna vorziehe, diese und nicht die Gewässer in natürliche Gruppen zu zerlegen und über das Vorkommen derselben zu berichten. Die Natur der Gewässer findet in der Untereinteilung Berücksichtigung.

Bei der Einteilung, die nur auf die Süsswassercrustaceen Bezug hat, benutze ich als Hauptabteilungen die drei Gruppen, die ich oben bei dem Bericht über die Einwanderung der Fauna aufzustellen als angemessen befunden habe. Auch vom Gesichtspunkt der Verbreitung aus weisen diese nämlich einige gemeinsame Züge auf.

Wenigstens innerhalb der ersten dieser Gruppen kann man ferner die Arten nach ihrem Vorkommen innerhalb des Planktongebiets oder des Vegetationsgebiets gruppieren. Was ich unter diesen letzteren Ausdrücken verstehe, habe ich oben bei Besprechung der Verteilung der Fauna in See I und Tümpel II (S. 202 ff.) dargelegt.

Das Planktongebiet in einem Gewässer umfasst alles offene Wasser, das nicht von Moos- oder Phanerogamenvegetation eingenommen ist, sowohl das eventuell tiefere Wasser in den zentralen Teilen des Gewässers als auch das seichtere Wasser in der Nähe der Ufer. Das Planktongebiet kann nicht in eine pelagische und eine litorale Region geschieden werden, da die Verhältnisse, die es charakterisieren und gleichzeitig auf die Verteilung der Planktonarten einwirken, keine solche Einteilung motivieren. Man kann sagen, dass die pelagische Region, wenn eine ausgeprägte solche vorhanden ist, sich bis an das Ufer hin und die litorale bis in die tiefsten, von den Ufern weitest abliegenden Teile des Gewässers hinein erstreckt. Dies steht natürlich in Zusammenhang mit dem Charakter der Gewässer, die ich untersucht habe, aber abgesehen hiervon ist auch meines Erachtens etwas anderes rein theoretisch nicht zu erwarten. Ein grösserer See mit einer kalten und tiefen Region wird nicht

einmal an den Ufern so beträchtlich erwärmt, dass seine pelagischen Organismen daran gehindert werden, nach den Ufern zu gehen, oder dass eine besondere Litoralfauna zur Ausbildung kommen kann. Vorausgesetzt dabei, dass keine mehr oder weniger geschlossenen, seichten Teile des Sees einen anderen Charakter als der See in seiner Gesamtheit darbieten, in welchem Falle sie jedoch als selbständige Gewässer und nicht als eine Litoralregion zu betrachten sind.

Es erscheint mir daher unrichtig, bei Vergleichen zwischen der Fauna temperierter und arktisch-alpiner Gegenden zu sagen, eine Art sei dadurch gekennzeichnet, dass sie in den ersteren rein pelagisch, in den letzteren auch litoral auftritt. Die Verschiedenheit in der Biologie der Art, die man auf diese Weise zum Ausdruck zu bringen versucht, ist nur eine scheinbare. Die Verschiedenheit liegt nicht bei der Art, sondern darin, dass in den arktisch-alpinen Gegenden die Region, die der pelagischen der temperierten entspricht, sich bis an das Ufer hin erstreckt, während die litorale Region fehlt.

Ein ausgesprochenes Planktongebiet findet sich ferner nicht nur in den grösseren und tieferen Gewässern, sondern auch in den kleinen und seichten. Die einzige Bedingung dafür, dass ein Planktongebiet mit charakteristischen Arten vorhanden sein soll, ist offenes Wasser, dieses mag nun gross oder klein, tief oder seicht, kalt oder warm sein.

Als Beispiel dafür, dass auch ein sehr kleines, seichtes und warmes Gewässer ein völlig deutliches Planktongebiet, ausgezeichnet durch eine Anzahl spezieller Planktonarten, haben kann, verweise ich auf Tümpel V d. <sup>16</sup>/<sub>7</sub> und den Bericht über die dortige Verteilung der Fauna (S. 251).

Dass das Planktongebiet in einigen Gewässern fehlt, sowie dass verschiedene Grade in dem Charakter der verschiedenen Arten als Planktontiere bestehen, zeigen die Berichte über die Verteilung der Fauna in Tümpel VI und VII (siehe S. 263 und 266).

Was das Vegetationsgebiet betrifft, so habe ich oben (S. 205) gefunden, dass eine Einteilung desselben in Randvegetation und Moorboden möglich ist. Die Randvegetation oder der Vegetationsrand umfasst den mehr oder weniger reichen, gewöhnlich aus Moosen bestehenden Vegetationsrand, der eine grosse Anzahl Gewässer in und unter dem Niveau des Wasserspiegels einfasst und sich zuweilen stellenweise bis auf den Boden hinab erstreckt. Sie ist durch lockere Konsistenz und reichliches Vorhandensein von Wasser zwischen und um die Pflanzen herum ausgezeichnet. Der Moorboden dagegen ist dichter, und es fehlt hier freies Wasser um das Moos herum und über demselben. Wo der Moorboden von Wasser bedeckt ist, erhält er mehr den Charakter der Randvegetation. Die Entomostraken sind innerhalb des Moorbodens in der Regel auf Moorboden dieser letzteren Art beschränkt.

Ich gehe nun zur Einteilung der Fauna über und beginne mit

## Gruppe I.

Ursprüngliche Süsswasserarten und Autoimmigranten.  
Arten siehe S. 751.

Bei dieser Gruppe entbehrt die Lage der Gewässer im Verhältnis zu den postglazialen Niveauveränderungen usw. aller Bedeutung.

A 1. Das Planktongebiet in tieferen, nicht ausfrierenden Gewässern.

- I. Grössere Seen oder kleinere Gewässer, die kalt sind und gar keine oder nur eine schwache Randvegetation haben.

*Cyclops strenuus.*

- II. Kleinere Seen und kleinere Gewässer, die relativ warm sind und eine ziemlich reiche Randvegetation haben.

*Lepidurus arcticus* juv.,

*Daphnia pulex,*

*Cyclops strenuus.*

A 2. Das Planktongebiet in seichteren, ausfrierenden Gewässern.

- I. Kalte Gewässer mit kurzer Vegetationsperiode und schwach entwickelter oder gar keiner Randvegetation.

Keine zu Gruppe I gehörige Art.

- II. Relativ warme Gewässer mit längerer Vegetationsperiode und reicher Randvegetation.

*Lepidurus arcticus* juv.,

*Daphnia pulex.*

B 1. Das Randvegetationsgebiet in kälteren Gewässern, wo es schwach ausgebildet ist.

Der Gruppe I zugehörige Arten fehlen hier, wenn das Gewässer sehr kalt und vegetationsarm ist. Andernfalls kommen spärlich vor

*Chydorus sphaericus,*

*Marænobiotus brucei.*

*Candona rectangulata.*



B 2. Das Randvegetationsgebiet in wärmeren Gewässern, wo es kräftiger ausgebildet ist.

*Macrothrix arctica*,  
*Chydorus sphaericus*,  
*Cyclops crassicaudis*,  
*Marænobiotus brucei*,  
*Eucypris glacialis*,  
*Candona rectangulata*.

C. Der Moorboden.

Nur eine Entomostrake kommt in dem typischen Moorboden vor, nämlich

*Marænobiotus brucei*.

Ist der Moorboden lockerer und freies Wasser vorhanden, so können auch die übrigen, zur vorhergehenden Abteilung gehörigen Arten dort vorkommen.

Da *Eucypris arctica* nur in einer einzigen Probe gefunden worden ist, die sowohl zwischen Vegetation verschiedener Art als auch in freiem Wasser genommen ist, kann ich mich über diese Art nicht näher äussern.

Was das Verhältnis zwischen dem Plankton- und dem Randvegetationsgebiet betrifft, so zeigen Proben aus einigen Gewässern, dass im Laufe des Sommers mehrere typische Randvegetationsformen in das Plankton hinauswandern und wenigstens während einer gewissen Zeit dazu beitragen, der Planktonfauna ihr Gepräge zu geben. Dies ist vor allem mit *Chydorus sphaericus* der Fall, der sich hierbei auf dieselbe Weise wie in südlicheren Gegenden zu verhalten scheint, wo eine Auswanderung in das Plankton während des Hochsommers gewöhnlich auch in grossen Seen stattfindet, was aus der Literatur wohlbekannt ist, und was ich auch selbst beobachtet habe. Diese Auswanderung oder passive Verschleppung findet ebensogut in einem grösseren, tiefen See (z. B. See XXI d. <sup>3</sup>/<sub>s</sub>) wie in einem kleinen, seichten Tümpel statt und scheint in beiden Fällen auf eine bestimmte Zeit in der Mitte der Vegetationsperiode beschränkt zu sein. So z. B. fehlt *Chydorus sphaericus* unter Plankton in allen früheren Proben und verschwindet ebenso gegen das Ende der Vegetationsperiode daraus (z. B. See XXI d. <sup>22</sup>/<sub>s</sub>).

Auch *Cyclops crassicaudis* und *Macrothrix arctica* treten in dieser Weise tychoplanktonisch auf, obwohl sie, möglicherweise weil sie überhaupt seltener sind, es weniger merkbar tun.

Die Ostracoden werden selten ausserhalb Vegetation oder Boden angetroffen.

*Marænobiotus brucei* wird nicht einmal gelegentlich planktonisch angetroffen.

*Lepidurus arcticus*, der im Jugendstadium dem Planktongebiet in den nicht allzu kalten Gewässern angehört, ist in älteren Stadien eine Bodenform, die sich speziell auf am Boden wachsender submerser Moosvegetation aufhält.

Im übrigen verweise ich auf die spezielle Behandlung der verschiedenen Arten.

### Gruppe II.

Ursprüngliche Brackwasserarten, die entweder selbst oder deren Stammformen in später postglazialer Zeit in die Spitzbergener Fauna eingewandert und in den Süßgewässern daselbst relikte sind.

*Eurytemora raboti*,

*Tachidius longicornis*,

*Tachidius spitzbergensis*.

Diese Gruppe kommt nur in Gewässern vor, die niedriger als 20—25 m ü. d. M. liegen.

Die hierhergehörigen Arten sind Planktonformen. *Eurytemora raboti* findet sich sowohl in recht grossen (See XXI) als in sehr kleinen, seichten und temporären Gewässern. Sie fehlt in dem grossen Reliktsee und den kleinen, aber recht tiefen und kalten Gewässern XXVII, XXVIII.

*Tachidius longicornis* findet sich sowohl in den grossen Gewässern Reliktsee und See XXI als in den sehr kleinen XIII, XIV, fehlt aber in den wärmeren Gewässern.

*T. spitzbergensis* ist in rein süßem Wasser nur in See XXI und einem benachbarten ähnlichen Gewässer gefunden worden.

Man vergleiche im übrigen die spezielle Behandlung der verschiedenen Arten.

### Gruppe III.

Ursprüngliche marine Spitzbergener Arten, die in später postglazialer Zeit in Seen, die früher Teile abgesperrter, allmählich ausgesüster Fjordgebiete gebildet haben, relikte Süßwasserformen geworden sind.

*Mysis oculata* var. *relicta*,

*Gammaracanthus loricatus* var. *lacustris*.

Diese Gruppe kommt nur innerhalb des durch eigentümliche postglaziale Verhältnisse charakterisierten Gebiets bei Credners Moräne vor; ich verweise auf die Behandlung desselben (S. 370 ff.) sowie auf S. 550.

## H. Einwirkung der Beleuchtung auf die Biologie, Vertikalverteilung usw. der Crustaceen.

Bei der Behandlung der Planktonfauna in See I habe ich des näheren sowohl über die vertikale als die horizontale Verteilung der Arten berichtet und die Ursachen derselben diskutiert. Ich bin hierbei zu der Schlussfolgerung gekommen, dass die Verteilung wahrscheinlich ausschliesslich durch die Beleuchtungsverhältnisse geregelt wird und zwar auf folgende Weise: Die Arten meiden das wohldurchleuchtete eisfreie Wasser an den Ufern und die gleichfalls wohldurchleuchteten oberen Wasserschichten in Wuhnen draussen auf dem See. Sie kommen hauptsächlich oder ausschliesslich in den schlechter beleuchteten tieferen Wasserschichten unter dem Eise vor. Betreffs der Verteilung und der näheren Begründung dieser Schlussfolgerungen verweise ich auf die genannte Stelle (S. 207 ff.).

Ich habe dort auch die Ansicht ausgesprochen, dass diese "Leukophobie" oder negative Phototaxis nichts anderes als ein Festhalten an bestehenden Verhältnissen oder eine Reaktion gegen eine neulich eingetretene Veränderung darstellt. Die Tiere suchen nur die Teile des Sees auf, wo die Beleuchtungsverhältnisse denen entsprechen, die während ihres früheren Lebens geherrscht haben.

Ich habe ferner an derselben Stelle ein Bild davon zu entwerfen versucht, wie die Verhältnisse sich später im Sommer im See gestalten werden, und dabei gefunden, dass dank der geringen Tiefe desselben und der ständigen guten Beleuchtung die Voraussetzungen für eine Leukophobie zu existieren aufgehört haben müssen. Gute Beleuchtungsverhältnisse sind nun das Normale für die Tiere geworden, sie haben sich an diese gewöhnt und werden wahrscheinlich, wenn die Beleuchtung aus der einen oder anderen Ursache sich ändert, positiv phototaktisch reagieren.

Unter den Arten, die in den oben geschilderten Fällen durch Leukophobie oder negative Phototaxis ausgezeichnet waren, befand sich auch *Daphnia pulex*. Ich habe seitdem in mehreren anderen Gewässern Gelegenheit gehabt, das Verhalten derselben gegen die Beleuchtung und seine Reaktion gegen Beleuchtungsänderungen zu beobachten und will hier in Kürze über diese Beobachtungen berichten.

In Tümpel V d. 16/7 fand sich frei umherschwimmend in dem seichten Wasser eine sehr grosse Anzahl Exemplare von *D. pulex*, die infolge ihrer dunklen Farbe (Ehippien u. a.) leicht zu beobachten waren. Das Wetter war klar mit Sonnenschein. Um zu sehen, wie eine Änderung der Beleuchtung auf die Tiere einwirken würde, liess ich meinen Schatten auf das Wasser fallen und sah nun, dass alle Tiere, die sich innerhalb des beschatteten Gebiets befanden, rasch dieses verliessen. Diesen einfachen Versuch wiederholte ich mehrmals und stets mit demselben Re-



sultat. Die Tiere mieden die schwächere Beleuchtung. Sie reagierten also positiv phototaktisch. Die Temperatur des Wassers betrug 16°.

Ich habe ferner oft darauf achtgegeben, wie frischgefangene Exemplare sowohl aus diesem als aus anderen ähnlichen Gewässern sich in den Röhren verhalten, wenn diese wechselnder Beleuchtung ausgesetzt werden. Hält man ein solches Röhrchen mit frischgefangenen Tieren in das Sonnenlicht, so sieht man sie nach dem Boden des Röhrchens zu gesammelt. Der enge Raum erschwert offenbar das Schwimmen und damit die Fähigkeit, sich oben zu halten. Wird dagegen das Röhrchen mit dem unteren Ende in das Moos gesetzt oder in der Hand verborgen, so versuchen die Tiere mittelst energischen Schwimmens sich in dem oberen Teil des Röhrchens zu halten, und das Resultat ist eine fast gleichmässige Verteilung anstatt der Anhäufung nach dem Boden zu.

Legt man ein solches Röhrchen in den Sonnenschein, so sammeln sich die Tiere in dem der Sonne zugekehrten Ende des Röhrchens.

Legt man das Röhrchen mit der einen Hälfte in den Schatten und mit dem anderen in den Sonnenschein, so sammeln sie sich fast sofort in dem beleuchteten Teil.

In allen diesen Fällen reagieren sie positiv phototaktisch.

Erklärt man nun diese Verhältnisse dadurch, dass man sagt, *D. pulex* sei positiv phototaktisch? Offenbar nicht. Erstens enthält der Ausdruck keine Erklärung, sondern eine einfache Konstatierung von Tatsachen. Zweitens haben wir soeben gefunden, dass *D. pulex* in See I negativ phototaktisch reagiert.

Die Erklärung scheint mir ganz einfach die zu sein, die ich oben angedeutet habe. Hat sich *D. pulex* oder eine Art überhaupt an bestimmte Verhältnisse, in diesem Falle entweder schwache (See I) oder starke (Tümpel V) Beleuchtung, gewöhnt, so reagiert sie in der Weise, dass sie die Verhältnisse meidet, die ihr fremd sind, und die für die Art normalen aufsucht. Betreffs der Beleuchtung äussert sich dies als positive oder negative Phototaxis, je nachdem die neuen Verhältnisse negativ bzw. positiv von den normalen abweichen. Eine positive oder negative Phototaxis existiert nicht an und für sich, sondern nur eine Phototaxis, die unter den gegebenen Verhältnissen als positive oder negative zutage tritt.

Ein anderes Beispiel hierfür bietet *Chydorus sphaericus* dar. Exemplare von dieser Art, unter der Vegetation in denselben Gewässern gefangen, reagierten in den Röhren negativ phototaktisch in direktem Sonnenlicht, ganz wie man es im Hinblick auf die Gewöhnung der Tiere an die gedämpfte Beleuchtung unter der Vegetation zu erwarten hat.

Da die von mir untersuchten Gewässer in der Regel sehr seicht sind, so darf man keine ausgeprägte Vertikalverteilung ihrer Planktonarten erwarten. Es ist mir auch nur in dem tieferen Reliktsee gelungen,

eine solche zu konstatieren. Da ich kein Schliessnetz zur Verfügung hatte, kann ich mich nur auf eine Anzahl Stufenfänge stützen, wonach das Resultat mittelst der Subtraktionsmethode erhalten worden ist. Dieses Resultat, über das ich auf S. 361—362 berichtet habe, zeigt, dass die ausgewachsenen Tiere am gewöhnlichsten 1–2 m unter der Oberfläche und am seltensten nach dem Boden zu sind. Auch die übrigen Stadien scheinen eine ähnliche Vertikalverteilung zu haben.

Diese Verteilung ist insofern bemerkenswert, als sie so gut wie vollständig entgegengesetzt derjenigen ist, die *C. strenuus* in See I am  $\frac{9}{7}$  zeigte, welch letztere Verteilung als Ausdruck einer ausgesprochenen Leukophobie aufgefasst werden muss. Schon bei der Behandlung von See I meinte ich jedoch, dass diese Leukophobie mit dem Eintritt anderer Beleuchtungsverhältnisse weichen würde, ganz wie dies erwiesenermassen im Reliktsee geschehen ist. Ob es dann weiter die Beleuchtung oder ein anderer Faktor ist, welcher bewirkt hat, dass die Verteilung im Reliktsee eben eine solche ist, wie sie tatsächlich besteht, lässt sich nicht leicht sagen. Jedenfalls dürfte die Temperatur hierbei ohne Einfluss sein, da sie in allen Tiefen gleich ist (siehe S. 358).

Diese anspruchslosen Beobachtungen scheinen mir gleichwohl zu zeigen, dass sowohl negative als positive Phototaxis die arktischen Planktonentomostraken auszeichnen kann, dass aber während des grösseren Teiles der Vegetationsperiode die äusseren Voraussetzungen für negative Phototaxis fehlen. Über die Ursachen dieser Erscheinung siehe oben.

Gelegentlich der Erörterung dieser Verhältnisse sagt EKMAN (1904, S. 157): "Bei der Besprechung des Auftretens der eulimnetischen Arten habe ich gezeigt, dass in den nordschwedischen Hochgebirgen die Plankton-Entomostraken keine Lichtscheu auszeichnet, denn fast alle leben hier häufig auch in kleinen und seichten Gewässern und alle ohne Ausnahme häufig an den Ufern der Seen und, soweit meine Beobachtungen reichen, auch an der Oberfläche." Dieses "denn fast alle usw.", das ja nichts anderes bedeuten kann als "was daraus hervorgeht, dass usw." möchte ich austauschen gegen "und die Ursache hiervon ist die, dass usw.". Es ist m. a. W. nicht der Mangel an Lichtscheu, der ihr Auftreten in kleinen und seichten Gewässern ermöglicht, sondern im Gegenteil ihr Vorkommen in diesen, das den Mangel an Lichtscheu hervorruft, wie ich es im vorhergehenden dargelegt habe. Was ferner das Auftreten an den Ufern und an der Oberfläche tieferer und grösserer Seen betrifft, so darf man nicht ausser Acht lassen, dass in den schwedischen Hochgebirgen gleichwie auf Spitzbergen die Nächte während eines grossen Teils des Sommers sehr schwach markiert oder überhaupt nicht merkbar sind. Dass diese langdauernde, ununterbrochene gute Beleuchtung auf die phototaktische "Stimmung" der Tiere einwirken muss, ist meines Erachtens sehr wahrscheinlich, um so mehr als ich auf Spitzbergen beobachtet habe,

dass bei Tieren, die später im Sommer keine Lichtscheu zeigten, eine ausgeprägte Lichtscheu vorhanden war, solange die äusseren Voraussetzungen für sie vorhanden waren.

Diese Verhältnisse sind indessen noch so wenig klargestellt, insbesondere was arktische Gegenden anbetrifft, dass man meiner Ansicht nach nicht berechtigt ist, aus den vorliegenden Tatsachen andere Schlussfolgerungen als die allernächstliegenden zu ziehen. Eine Stütze für einen möglicherweise aus anderen Gründen zu vermutenden Zusammenhang zwischen Leukophobie und Stenothermie bilden diese Tatsachen mit Notwendigkeit nicht (vgl. BREHM 1902, S. 28; EKMAN 1904, S. 157).

Da ich während einiger Jahre die Vertikalverteilung und die Wanderungen des Planktons in einigen mittelschwedischen Binnenseen studiert habe, hoffe ich auf diese Probleme in anderem Zusammenhange zurückkommen zu können und beschränke mich daher hier auf die obige kurze Darstellung.

## 1. Kritik der Begriffe »ursprünglich arktisch«, »arktische oder nördliche Herstammung« usw.

In diesem Zusammenhange kann ich nicht umhin, einige Ausdrücke einer Prüfung zu unterziehen, die in der Mehrzahl der Arbeiten, welche die Biologie und die Verbreitungsverhältnisse der hierhergehörigen Tierformen behandeln, wiederkehren. Ich denke an die Ausdrücke "ursprünglich arktisch", "arktische Herkunft", "nördliche Herkunft" usw. Diese Ausdrücke sollen offenbar besagen, dass eine Art vor der Eiszeit eine ausschliesslich nördliche oder arktische Verbreitung hatte. Von diesen nördlichen Gegenden aus wurde sie durch die Eiszeit südwärts nach Mitteleuropa getrieben und wurde ein Mitglied der mitteleuropäischen "Mischfauna". Von hier aus hat sie sich dann wieder in postglazialer Zeit verbreitet.

Man muss sich nun zunächst fragen: Wissen wir etwas Sicheres über die Verbreitung und Lebensweise der Art vor der Eiszeit? Diese Frage muss mit einem unbedingten Nein beantwortet werden.

Ist es ferner möglich und gerechtfertigt, von dem gegenwärtigen Leben und der gegenwärtigen Verbreitung der Art einen Schluss darauf zu ziehen, wie die Verhältnisse vor der Eiszeit beschaffen waren?

Die Beantwortung dieser Frage mit Ja setzt offenbar voraus, dass die hier fraglichen Arten, wenigstens was gewisse Kolonien betrifft, sowohl morphologisch als biologisch sich seit präglazialer Zeit nicht verändert haben. Eine solche Stabilität ist indessen nicht wahrscheinlich. Was wir zurzeit von diesen Tieren wissen, deutet darauf, dass postglaziale Arten (u. a. die endemischen) nicht selten sind. Eine solche Artbildung auch während der längerdauernden und klimatisch eigenarti-



geren Eiszeit darf wohl als sicher angesehen werden. Wir wissen ferner, dass mehrere Arten in postglazialer Zeit sehr scharf geschiedene biologische Rassen (Biotypen) ausgebildet haben. Sind wir da berechtigt, der Eiszeit alle Einwirkung auf die Biologie der Arten abzusprechen? Ist es nicht vielmehr wahrscheinlich, dass die Eiszeit in hohem Grade umgestaltend auf die Arten, die vorher vorhanden waren, auch bezüglich ihrer biologischen Verhältnisse eingewirkt hat? Und ist eine solche Umbildung möglich gewesen, wie soll man dann eine ursprünglich arktische Art von einer ursprünglich mitteleuropäischen interglazialen Art mit denselben biologischen Gewohnheiten und denselben Ansprüchen an die Plätze, wo sie lebt, oder diese beiden z. B. von einer ursprünglich mitteleuropäischen präglazialen eurythermen Art, die während der Eiszeit stenotherm geworden ist, unterscheiden können? Ist es ferner undenkbar, dass eine ursprünglich arktische Art eurytherm ist? Es ist dies im Gegenteil ebenso wahrscheinlich, wie dass eine ursprünglich mitteleuropäische Art es sein wird. Weshalb muss nämlich die eurytherme Art, die sowohl in warmen als in kalten Gewässern vorkommen kann, notwendigerweise aus den ersteren herkommen?

Aber wenn man auch annimmt, dass wenigstens einzelne Kolonien aller Arten sich seit präglazialer Zeit unverändert gehalten haben, und dass alle eurythermen Arten aus warmen Gegenden herkommen, welche Mittel besitzt man, um zu entscheiden, ob eine Art ursprünglich arktisch ist oder nicht?

Diese Mittel sind offenbar die gegenwärtige Verbreitung und die gegenwärtige Biologie der Art.

Eine Art, die jetzt gemein in arktischen Gegenden und zerstreut auf geeigneten Lokalen südwärts nach Mitteleuropa hin, nicht aber in den Alpen vorkommt, wird also als ursprünglich arktisch angesehen. Unter der Voraussetzung, dass die Milieuansprüche der Art dieselben wie während präglazialer Zeit sind, ist dies auch wahrscheinlich.

Man meint ferner, dass eine Art, die jetzt sowohl in nördlichen als in alpinen Gegenden und zerstreut auf geeigneten Lokalen in Mitteleuropa vorkommt, und die in nördlichen Gegenden ursprünglichere biologische Verhältnisse zeigt, ursprünglich arktisch oder nördlichen Ursprungs ist. Dieser Betrachtungsweise kann ich mich nicht anschliessen. Man scheint mir hierbei eher folgendermassen sagen zu müssen: die Art, woher und aus welcher Zeit sie auch herkommen mag, hat in arktischen Gegenden entweder auf einem ursprünglicheren Standpunkt verharren oder zu einem solchen zurückkehren müssen, während in anderen Gegenden eine Veränderung möglich gewesen ist. Ich kann nicht finden, dass diese Verhältnisse im mindesten zugunsten einer Herkunft von der einen oder anderen Gegend her sprechen können. Wenn die arktischen Naturverhältnisse keine grösseren Abweichungen von dem gestatten, was für die Arten als biologisch ursprünglicher angesehen werden muss, so

ist es ja klar, dass, wenn eine Art überhaupt in einer arktischen Gegend soll existieren können, sie dort ursprünglichere biologische Gewohnheiten haben muss. Die Art mag da eurytherm sein oder stenotherm, ursprünglich arktisch, alpin oder mitteleuropäisch, alt oder jung als Art. Anstatt wie z. B. EKMAN (1904, S. 148) von dem von ihm sorgfältig untersuchten und diskutierten *Bytothrephes longimanus* zu sagen: "Die ursprünglichere Organisation der nördlichen Formen beruht darauf, dass diese unter ursprünglicheren äussern Bedingungen leben als die südliche Form", muss man, scheint es mir, sagen, dass *B. longimanus* unter den äusseren Verhältnissen, die in seinem nördlichen Verbreitungsgebiet herrschen, sich nicht so weit von seiner ursprünglichen Organisation hat entfernen können, wie dies in südlicheren Gegenden möglich gewesen ist. Die Art kann deshalb gut eine südliche gewesen sein.

Man meint ferner, dass eine Art, die in arktischen Gegenden luxuriierender ist, ursprünglich arktisch sei. Dies kommt nun in bedeutenderer Grösse, einer grösseren Anzahl Eier in jedem Wurf usw. zum Ausdruck. Hierbei dürfte die Grösse als das Bedeutsamste anzusehen sein, da die übrigen luxuriierenden Züge, wie Eizahl usw., in einem mehr oder weniger direkten Zusammenhang mit dieser stehen. Kann nun nicht aber diese bedeutendere Grösse als eine Anpassung angesehen werden, eben um eine grössere Anzahl Eier in jedem Wurf zu ermöglichen? Nur hierdurch kann vielleicht der Bestand der Art, der durch die Einschränkung der Eiwürfe gefährdet worden war, sichergestellt werden. Anpassung und Auslese also oder m. a. W. sekundäre anstatt ursprünglicher Züge. Da man ausserdem nicht weiss, welche Rolle die durch die arktischen Verhältnisse hervorgerufene Ausmerzungen eventueller Nahrungskonkurrenten, Feinde usw. spielt, ist es geboten, sich vorsichtig in diesen Fragen zu äussern.

Dass z. B. Temporalvariation, Vertikalwanderung usw. bei den Beständen einer Art, die in temperierten, nicht aber in arktischen Gegenden leben, vorkommt, kann offenbar nur bei der Diskussion der Entstehung dieser Erscheinungen und nicht bei der Entscheidung der hier fraglichen Probleme verwendet werden.

Als sicheres Zeichen für die Entscheidung darüber, ob eine Art ursprünglich arktisch oder nördlich ist, scheint mir demnach nur ihre gegenwärtige Verbreitung übrig zu bleiben. Und dies nur unter der sehr ungewissen Voraussetzung, dass die Art präglacial ist und dass die Milieuanprüche der Art sich seit der präglazialen Zeit nicht geändert haben.

Die Bezeichnung ursprünglich arktisch oder nördlich bezieht sich also im Grunde auf nichts anderes als gewisse Tatsachen betreffs der gegenwärtigen Verbreitung einer Art. Die scheinbare und billige Tief Sinnigkeit dieses Ausdrucks macht ihn jedoch sehr ungeeignet dazu, etwas so Einfaches wie dies zu bezeichnen, das durchaus nicht der zweifelhaften

Stütze bedarf, welche man von missdeuteten biologischen Zügen her dafür beibringen zu können geglaubt hat.

Meint man dagegen mit "ursprünglich arktisch" nur dies, dass eine Art während der Eiszeit in Mitteleuropa lebte, dessen Mischfauna angehörte, so macht offenbar die ausgedehnte, nicht abgrenzbare Anwendung, die der Ausdruck solchenfalls erhalten muss, diesen vollkommen wertlos.

Kurz gesagt: die Ausdrücke ursprünglich arktisch oder nördlich, arktische Herkunft usw. sind unnötig, präventiös und wertlos.

#### KAP. IV.

### Rotatoria.<sup>1</sup>

#### A. Besprechung der einzelnen Arten.

##### Fam. Synchætidæ.

##### 1. *Polyarthra trigla* EHRLG.

Die Beziehung zwischen *Polyarthra trigla* EHRLG. und *Polyarthra (Anarthra) aptera* HOOD. — Variation. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen und Verbreitung.

Wie v. HOFSTEN (1909) gezeigt hat, muss man statt des gewöhnlich verwendeten Artnamens *platyptera* (EHRENBURG 1838) den älteren *trigla* (EHRENBURG 1833) anwenden.

##### Die Beziehung zwischen *Polyarthra trigla* EHRLG. und *Polyarthra (Anarthra) aptera* HOOD.

Im folgenden will ich zu zeigen versuchen, dass die als eine selbständige Art angesehene *Polyarthra aptera* Hood gleichfalls unter den Artbegriff *P. trigla* einbezogen werden muss.

Diese *P. aptera* wurde von HOOD (1893) auf Grund von Exemplaren aus Seen in Schottland beschrieben. Er sagt von ihr u. a.: "When I first saw this small Rotifer I was quite at a loss to know where to

<sup>1</sup> Bei der Behandlung der Rotatorien berücksichtige ich nur diejenigen Arten, die, obwohl in Alkohol oder Formalin konserviert, doch hinreichend bestimmbar sind. Auf die sehr komplizierte Synonymik gehe ich im allgemeinen nicht ein, da lebendes oder wenigstens geeigneter konserviertes Material dazu notwendig ist, sondern ich folge meistens hinsichtlich der Nomenklatur v. HOFSTEN (1909, 1912). Alle Figuren sind nach alkohol- oder formalinkonservierten Exemplaren gezeichnet.



place it, and several correspondents to whom I sent specimens could not at first decide to what genus it should properly belong.“ Nachdem er lebende Exemplare an C. ROUSSELET gesandt und mit diesem konfiziert hatte, findet gleichwohl HOOD, dass sie der *Polyarthra platyptera* (= *trigla*) sehr nahe steht und dieser Gattung zugewiesen werden muss: “However, on closer examination, the shapes of the head with the two fleshy sense organs, the structure of the jaws, and its whole internal organization is found to be identical with that of *Polyarthra platyptera*, so that no choice is left in the matter, and the specific name of “*aptera*“ appropriately expresses its chief characteristic.“ Der Name *aptera* gibt also an, dass sie der gruppenweise angeordneten Anhänge, die *P. trigla* hat, und damit auch der kräftigen quergestreiften Muskeln, die diese bewegen, entbehrt.

Hood lässt diese Art 1895 eine eigene Gattung unter dem Namen *Anarthra aptera* bilden. Auch hier betont Hood die Schwierigkeit, diese Art zu placieren, da sie durch den Mangel lateraler Anhänge von der ganzen Familie *Triarthridæ*<sup>1</sup> abweicht, hebt aber ausserdem ihre grosse Ähnlichkeit mit *Polyarthra* hervor: “On the other hand, the whole conformation and organization of the creature is in other respects identical with that of *Polyarthra*“ (S. 672).

Hood hat sie in schottischen Seen im Frühling 1892, März 1893, “in large numbers“, und im August 1894, “a few examples“, erbeutet. Er hat Exemplare sowohl mit Subitaneiern als mit Dauereiern und mit ♂-Eiern beobachtet. Er sagt hierüber (1893, S. 282–283): “Both female and ephippial eggs being carried singly, and male eggs in clusters of four to six, but I have not yet been able to see the male.“

*P. aptera* ist dann von ZACHARIAS (1895) im Grossen Plöner See Ende April wiedergefunden worden.

VOIGT (1904) hat sie in zwei Seen in der Gegend von Plön im März 1901 angetroffen und sie im Grossen Plöner See “Mitte Februar bis Mitte April 1901, Mitte Februar 1902“ wiedergefunden. Er sagt von ihr: “Vereinzelt im Plankton in den Monaten Februar bis April. *P. aptera* trägt ihre Eier wie *P. platyptera* am Hinterleibsende. Es wurden nur Subitaneier beobachtet. Länge der Tiere: 136  $\mu$ “ (S. 34).

LIE-PETTERSEN (1909) hat die Art in Norwegen gefunden. Er sagt diesbezüglich: “Diese, wie es scheint, ziemlich seltene Rädertierart fand ich in mehreren Proben aus dem Nesttunwand bei Bergen im April 1904. Meine Exemplare stimmten völlig mit Hoods Beschreibung und Figur überein. Sie kam in den oberen Wasserschichten 0–2 m mit einigen anderen limnetischen Formen zusammen vor, darunter mit der vorigen Art“ (*P. trigla*). “Später habe ich sie aber nicht wiederfinden können.“ (S. 37.)

<sup>1</sup> WESENBERG-LUND (1899), der gezeigt hat, dass diese Familie nicht einheitlich ist, stellt *Polyarthra* zur Fam. *Synchatidæ*, *Triarthra* zur Fam. *Pedalionidæ*.

DIEFFENBACH führt sie in "Die Süßwasserfauna Deutschlands" (1912) mit folgender Bemerkung auf: "Vielleicht nur eine Missbildung der letzteren Art" (*P. trigla*), "mit welcher sie sonst übereinstimmt".

In Nordamerika ist sie von HEMPEL (1899, S. 367) unter folgenden Umständen gefunden worden: "In November, 1894, a quantity of dried mud from the bottom of Phelps Lake was taken to the University, and, as has been previously stated, aquaria were started by putting filtered water upon this mud. This species was found at two different times in these aquaria, but was not observed at any of the substations."

In allen den Seen, in denen sie bisher gefunden worden ist, kommt auch *P. trigla* vor.

Ich gebe nachstehend eine Tabelle über das Vorkommen von *Polyarthra trigla* und *P. aptera* oder, wie ich sie im folgenden nennen werde, *f. aptera* in meinen Fängen auf Spitzbergen.

Gewässer	Datum	<i>f. aptera</i>	<i>Polyarthra trigla</i> s. str.		
			Ohne Eier	Mit Subitaneiern	Mit ♂-Eiern
I . . . . .	9/7—10/7	—	×	×	—
II . . . . .	9/7—10/7	—	×	×	—
III . . . . .	15/7	×	×	—	—
IV . . . . .	16/7	×	×	—	—
V . . . . .	16/7	—	×	×	—
XV . . . . .	26/7	×	(×)	—	—
XVI . . . . .	28/7	—	×	×	—
XIX . . . . .	3/8	—	×	×	—
XX . . . . .	3/8	—	×	×	—
XXI . . . . .	3/8	—	×	×	—
X . . . . .	5/8	—	×	—	—
III . . . . .	8/8	—	×	×	—
IV . . . . .	8/8	—	×	×	—
Reliktsee . . .	12/8	×	×	—	×
XXVI . . . . .	16/8	—	×	×	×
XXVII . . . . .	16/8	—	×	×	—
XXVIII . . . .	16/8	—	×	×	—
XVIII . . . . .	21/8	—	×	×	×
XX . . . . .	21/8	—	×	×	—
XXI . . . . .	22/8	—	×	×	—
XXI . . . . .	12/9	—	×	—	—

Die Tabelle zeigt, dass *P. trigla* s. str. in sämtlichen aufgeführten Gewässern vorkommt, und dass sie, wenn sie bei einer gewissen Gele-

genheit in einem Gewässer gefunden worden ist, auch bei späteren Fängen daselbst wieder angetroffen wird. Dies ist z. B. der Fall in Teich III und IV, wo sie sowohl d.  $^{15}/_7$ — $^{16}/_7$  als d.  $^8/_8$ , in Teich XIX, wo sie d.  $^3/_8$  und  $^{21}/_8$ , und in See XXI, wo sie d.  $^3/_8$ ,  $^{22}/_8$  und  $^{12}/_9$  gefunden worden ist.

Die f. *aptera* findet sich dagegen nur in einer geringen Anzahl Gewässer. In zweien von diesen tritt sie nur im Anfang der Vegetationsperiode, Teich III und IV d.  $^{15}/_7$ — $^{16}/_7$ , auf, während sie vollständig in späteren Proben (d.  $^8/_8$ ) fehlt. Auch die Probe in Teich XV d.  $^{26}/_7$  repräsentiert ein sehr frühes Stadium (vgl. S. 296). Dagegen findet sie sich im Reliktsee d.  $^{12}/_8$ , während einer Zeit, für die wir gefunden haben (vgl. S. 369 u. a.), dass die Entwicklung sich bereits ihrem Abschluss nähert (*P. trigla* s. str. bereits mit ♂-Eiern). In Proben, die die Mitte der Vegetationsperiode repräsentieren, fehlt sie gänzlich.

Von besonderem Interesse ist das Auftreten der f. *aptera* in Teich III. Hier kommt sie d.  $^{15}/_7$  in grosser Anzahl vor. Die meisten Tiere tragen 1—3 Eier, die durch die verschiedenen Stadien, in denen sie sich befinden, sich als in Entwicklung begriffene Subitaneier erweisen. Sie steht also im Begriff, eine zahlreiche Brut zu erzeugen, oder hat eine solche teilweise schon erzeugt, die sich im Teiche später im Sommer wiederfinden muss. Um so überraschender ist es daher, zu finden, dass am  $^8/_8$  nicht nur der alte *aptera*-Bestand ausgestorben ist, sondern auch jede Spur von ihrer Brut (scheinbar) fehlt. Das Aussterben des alten Bestandes steht hier nur in voller Übereinstimmung damit, dass bei *Anuræa aculeata* (siehe unten) die entsprechende Generation ausgestorben ist. Das Verschwinden der Brut dieser Generation verlangt jedoch eine Erklärung auf irgend eine Weise, da es sich nicht denken lässt, dass das Wachstum und die Fortpflanzung (die mindestens die Produktion von ♂-Eiern, Befruchtung und Produktion von Dauereiern umfassen muss) sowie das vollständige Aussterben dieser Generation in der kurzen Zeit von 3 Wochen, die zwischen den Fängen verflossen ist, stattgefunden hat.

Da hierzu kam, dass *P. trigla* s. str. in Teich III d.  $^{15}/_7$  spärlich, d.  $^8/_8$  dagegen allgemein vorkam, und ganz entsprechende Verhältnisse betreffs des Auftretens dieser Formen in Teich IV bestanden, so lag im Hinblick auf die grosse Übereinstimmung der f. *aptera* (der früheren *P. aptera*) mit *P. trigla* bezüglich der inneren Organisation die Annahme nahe, dass aus den von f. *aptera* d.  $^{15}/_7$  erzeugten zahlreichen Subitaneiern der d.  $^8/_8$  vorhandene zahlreiche *P. trigla*-Bestand hervorgegangen war.

Die 1., aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangene Generation von *P. trigla* würde also in diesen Teichen aus der f. *aptera* bestehen, die von f. *aptera* erzeugten Subitaneier sich dagegen zu *P. trigla* s. str. entwickeln. Darüber, ob *P. trigla* s. str. dann allein den Gene-



rationszyklus fortsetzt oder f. *aptera* wieder gegen das Ende desselben auftritt, liefern die Proben keine Auskunft.

Eine solche Annahme wird durch die Verhältnisse in Tümpel V d.  $16/7$  gestützt, wo f. *aptera* fehlt, die Hauptform aber gewöhnlich ist. Die übrigen Tiere zeigen nämlich, dass die Entwicklung hier beträchtlich weiter als in den Teichen III und IV am selben Datum gelangt ist. Eine weitere Stütze liefern auch die Verhältnisse in Teich XV d.  $26/7$ . Die Entwicklung hier befindet sich in einem früheren Stadium als in den Teichen III und IV d.  $15/7$ — $16/7$  (siehe S. 296), und in Übereinstimmung hiermit finden sich nur ganz vereinzelte Exemplare von *P. trigla* s. str., während f. *aptera* sehr gemein ist und sich in kräftiger Fortpflanzung mit 1—3 Subitaneiern befindet.

Eine Stütze für unsere Annahme gibt des weiteren der Umstand ab, dass sowohl in Teich III und IV d.  $15/7$ — $16/7$  als in Teich XV d.  $26/7$  keine Individuen von *P. trigla* s. str. Eier tragen. Ein Vergleich mit den übrigen Arten, z. B. *Anuræa aculeata*, zeigt jedoch, dass Eibildung stattgefunden haben müsste, wenn *P. trigla* s. str. wirklich die 1., aus den Dauereiern hervorgegangene Generation ausmachte.

Trotz dieser Gründe für die Wahrscheinlichkeit des angenommenen Zusammenhanges zwischen *P. trigla* s. str. und f. *aptera* würde ich kaum einen solchen Zusammenhang für möglich erachten, wenn ich nicht in ein paar Fällen gefunden hätte, dass aus den von der f. *aptera* getragenen Eiern sicherlich der Hauptart angehörige Tiere hervorgehen. Bei solchen weit entwickelten, noch nicht freien Embryonen kann man nämlich deutlich mehrere kräftige, quergestreifte Muskeln unterscheiden, die in der für die Hauptform charakteristischen Weise verlaufen. In einem Falle glaube ich sogar einige der Lateralanhänge, zu deren Bewegung diese Muskeln bestimmt sind, beobachtet zu haben. Da sowohl die kräftigen, quergestreiften Muskeln als die Lateralanhänge eben die Merkmale sind, die allein die Hauptform von f. *aptera* unterscheiden, so herrscht kein Zweifel darüber, dass aus der f. *aptera* die Hauptform hervorgehen kann.

Hiermit muss also der Zusammenhang zwischen den Formen, den ich aus mehreren anderen Gründen wahrscheinlich gefunden habe, als bewiesen angesehen werden.

Wenden wir uns nun zu der Tabelle zurück, so finden wir, dass f. *aptera* auch im Reliktsee d.  $13/8$ , wo die Entwicklung sich ihrem Ende nähert, vorkommt. Sie kann hier nicht gut die 1. Generation bilden, sondern muss entweder von einer vorhergehenden *aptera*-Generation oder auch von einer vorhergehenden *P. trigla* s. str. erzeugt worden sein. Diese letztere Möglichkeit könnte dann so gedeutet werden, dass *P. aptera* den Generationszyklus sowohl beginnt als schliesst, in der Weise, wie es meinen Darlegungen weiter unten gemäss die kurzstacheligen *Anuræa*-Formen in einigen Fällen tun. In Übereinstimmung hiermit würde

der ganze Wechsel zwischen *P. trigla* s. str. und *f. aptera* als eine Temporalvariation betrachtet werden können von derselben Art wie die bei *Anuræa aculeata* auftretende und durch ähnliche Faktoren, z. B. Temperatur, Ernährung, die Reihenfolge im Generationszyklus usw., bedingt.

Eine nähere Prüfung der Verhältnisse lässt jedoch eine solche Hypothese als wenig wahrscheinlich erscheinen. Wir sehen nämlich in See I und Tümpel II d.  $\frac{9}{7}$ — $\frac{10}{7}$ , dass trotz des frühen Datums *f. aptera* fehlt, woraus man mit Sicherheit schliessen kann, dass sie nicht früher während der Vegetationsperiode dort vorhanden gewesen ist. Die 1. Generation besteht demnach nicht stets aus *f. aptera*. Auch *P. trigla* s. str. kann direkt aus den Dauereiern hervorgehen. See XXI d.  $\frac{21}{8}$  und  $\frac{12}{9}$  zeigt ferner, dass *f. aptera* nicht immer den Generationszyklus abschliesst, denn solchenfalls müsste sie sich wenigstens in der späteren dieser Proben finden. Schon die Verhältnisse im Reliktsee, wo ausser *f. aptera* auch *P. trigla* s. str. mit ♂-Eiern vorhanden war, zeigen, dass der Generationszyklus nicht einmal dort allein durch *f. aptera* abgeschlossen wird.

Übrigens ist es unmöglich zu entscheiden, mit welchem Grade von Regelmässigkeit *f. aptera* ein Glied in dem Generationszyklus von *P. trigla* auf den verschiedenen Lokalen bildet. Die Proben sind nämlich grösstenteils zu solchen Zeiten genommen worden, dass die *f. aptera*, auch wenn sie früher im Generationszyklus enthalten gewesen wäre, schon ausgestorben oder auch noch nicht aufgetreten sein könnte. Den vorigen Beispielen (See I, See XXI usw.) nach zu urteilen, will es jedoch scheinen, als wenn die *f. aptera* in einigen Fällen, möglicherweise im allgemeinen, nicht in den Generationszyklus eingeht, sondern als wenn dieser ausschliesslich aus der Hauptform besteht.

Wegen dieses sporadischen Auftretens erachte ich es für nicht wahrscheinlich, dass *f. aptera* nur eine durch Temporalvariation entstandene Form von *P. trigla* darstellt. Eine solche Temporalvariation würde ja doch, wie es scheint, eine Anpassung an die äusseren Verhältnisse, unter denen *f. aptera* lebt, in sich schliessen. Sie tritt nämlich nur am Anfang und am Ende der Vegetationsperiode auf, wenn die Temperatur am niedrigsten und die Viskosität am grössten ist. Das Bedürfnis nach besonderen Schwebeorganen wäre da am geringsten, weshalb diese ganz einfach nicht zur Entwicklung kämen, d. h. die *f. aptera* tritt auf. Mit steigender Temperatur werden die Schwebeorgane notwendig, *P. trigla* s. str. löst die *f. aptera* ab.

Das sporadische Auftreten der *f. aptera* nicht nur auf Spitzbergen, sondern überhaupt scheint mir jedoch die Möglichkeit, dass lediglich Temporalvariation vorläge, auszuschliessen, um so mehr als die Verschiedenheiten zwischen den Formen von so durchgreifender Natur sind, dass sie sogar ihre Zuweisung an verschiedene Gattungen (Hood 1895) veranlasst haben.

Dagegen scheint es mir denkbar, dass *P. trigla* s. str. und f. *aptera* sowohl phylogenetisch als ontogenetisch verschiedene Stadien in einer und derselben Entwicklungsreihe darstellen. *F. aptera* würde hierbei die phylogenetisch und ontogenetisch ältere Form sein. Sie würde m. a. W. ein Stadium bilden, auf dem die Art im allgemeinen nicht länger stehen bleibt, das aber gleichwohl stets in deren ontogenetische Entwicklung eingeht, und in dem sie sich, bevor noch *P. trigla* s. str. gebildet worden, stets befand. Wenn nun aus einem Ei von f. *aptera* eine *P. trigla* s. str. hervorgeht, so bedeutet dies mithin nur, dass die Entwicklung einen Schritt weiter geht, als wenn f. *aptera* gebildet wird.

Bei Formen mit freien Jugendstadien, mit sprunghafter Entwicklung (Metamorphose), die von Häutung begleitet ist, z. B. bei den Copepoden, kann man Verhältnisse beobachten, die ihrem Charakter nach an diese erinnern. Um nur ein einziges Beispiel zu nennen, so ist es wohl sehr wahrscheinlich, dass die drei Arten *Cyclops diaphanus* FISCHER, *languidoides* LILLJEBORG und *languidus* SARS verschiedene Stadien innerhalb einer und derselben Reihe bilden, weshalb auch bisweilen die eine Art, z. B. *C. languidoides*, unter einem Bestande einer anderen, in diesem Falle *C. languidus*, auftreten kann (vgl. WOLF 1905, S. 160–161. Vgl. ferner betreffs der hier angewandten Namen usw. OLOFSSON 1917).

Wie man sich die phylogenetische Entwicklung von *P. trigla* zu denken hat, ist hier nicht der Ort des näheren zu erörtern. WESENBERG-LUNDS (1899) wichtige Rotatorienarbeit scheint mir jedoch zu zeigen, dass die hier auftretenden lateralen Anhänge keine phylogenetisch alten Merkmale sind. Dass sie durch Auslese entstanden seien, dürfte ausgeschlossen sein. Dagegen spricht das Auftreten solcher Anhänge bei anderen Rotatorienfamilien dafür, dass eine Tendenz, solche zu bilden, bei den Rotatorien überhaupt oder jedenfalls innerhalb gewisser Rotatoriengruppen vorhanden ist. Unter direkter Einwirkung dieser Tendenz geht dann die bereits fertige Art *P. aptera* durch fortgesetzte Entwicklung in *P. trigla* über. Unter gewissen Umständen kann sie jedoch noch auf dem *aptera*-Stadium stehen bleiben.

Ohne dieser locker begründeten Hypothese irgendwelchen Wert zuschreiben zu wollen, will ich kurz zusehen, unter welchen Umständen die f. *aptera* auftritt. Wir haben nun oben gefunden, dass dies auf Spitzbergen nur am Anfang oder am Ende der Vegetationsperiode, d. h. bei niedriger Temperatur, geschieht. Dasselbe ist auf den übrigen Lokalen der Fall, wo sie während des ersten Teiles des Frühlings gefunden worden ist (siehe oben). Nur in einem Fall sind "a few examples" im August gefangen worden (HOOD). Es scheint also, als wenn niedrige Temperatur für das Auftreten derselben günstig, wenn nicht notwendig wäre.

Was die f. *aptera* im übrigen betrifft, so habe ich auf Spitzbergen nur Exemplare mit Subitaneiern gefunden, obwohl ihr Vorkommen im Re-



liktsee d.  $13/8$  es wahrscheinlich macht, dass sie auch andere Eier erzeugen kann. Die Subitaneier sind 1—3 an Zahl gewesen.

Hood (siehe oben) hat sie sowohl mit Subitaneiern (1) als auch mit Dauereiern (1) und mit ♂-Eiern (4—6) angetroffen.

VOIGT (siehe oben) hat nur Subitaneier gefunden.

Zum Schluss will ich betonen, dass die obigen Befunde und Schlussfolgerungen auf befriedigende Weise das Eigentümliche in dem sporadischen Auftreten der f. *aptera* an anderen Stellen und ihre grosse Seltenheit überhaupt erklären.

### Variation.

Bei *P. trigla* s. str. kann man eine schwache Variation sowohl bezüglich der Grösse als der Länge der Anhänge beobachten. Die Variation ist jedoch so unbedeutend und tritt so planlos auf, dass sie nicht als Temporalvariation bezeichnet werden kann. Auch die lokale Variation bewegt sich der Regel nach innerhalb sehr enger Grenzen.

Was die Grösse betrifft, so ist es nicht möglich, diese an in Spiritus und Formalin konservierten Exemplaren genau zu messen. Detaillierte Vergleiche sind daher betreffs der Grösse nicht angestellt worden. Sie variiert übrigens im grossen und ganzen proportional der Länge der Anhänge oder richtiger umgekehrt, so dass kleine Exemplare kurze, grosse Exemplare lange Anhänge haben. Man kann sich daher damit begnügen, die Länge dieser Anhänge zu vergleichen. Direkt gemessen wechselt die Körperlänge zwischen 100 und 140  $\mu$ , im allgemeinen zwischen 110 und 130  $\mu$ .

Was die Länge der Anhänge betrifft, so kann man keinen Wechsel mit der Jahreszeit oder der Temporalvariation konstatieren. So z. B. ist die Länge der Anhänge in Teich III d.  $15/7$  120—150  $\mu$ ,<sup>1</sup> d.  $8/8$  135—150  $\mu$ , in See XXI d.  $21/8$  140—160  $\mu$ , d.  $12/9$  150  $\mu$  (nur wenige Exemplare vorhanden). Dies nur ein paar Beispiele.

Die Beispiele zeigen auch, dass die Variation innerhalb eines und desselben Gewässers relativ gering ist, was durch die Verhältnisse in den übrigen Gewässern bestätigt wird. So z. B. beträgt die Länge der Anhänge in See I d.  $9/7$ — $10/7$  145—190  $\mu$ , in Teich XVI d.  $28/7$  115—156  $\mu$  (gewöhnlich 135—156  $\mu$ ), in Teich XVIII d.  $21/8$  140—150  $\mu$ , in Tümpel XXVI 140—180  $\mu$ , im Reliktsee 140—177  $\mu$  usw.

In gewissen Fällen will es scheinen, als wenn in kleinen Teichen, z. B. Teich III, *P. trigla* kürzere Anhänge hätte als in grösseren Gewässern, z. B. See I, 120—150  $\mu$  bzw. 145—190  $\mu$ . In anderen kleinen

<sup>1</sup> Die meisten 135—145  $\mu$ . Die kleineren Masse möglicherweise darauf beruhend, dass junge Exemplare zu dieser Zeit gewöhnlich sind.

Tümpeln, z. B. Tümpel XXVI, hat sie jedoch ebenso lange Anhänge, 140—180  $\mu$ , wie in einem so grossen Gewässer wie dem Reliktsee, 140—177  $\mu$ . Überhaupt scheint es unmöglich, die deutliche, obwohl schwache lokale oder die innerhalb jeden Gewässers auftretende individuelle Variation nach bestimmten Regeln zu ordnen.

Zum Vergleich mit *P. trigla* auf Spitzbergen will ich einige der recht spärlichen Angaben über die Grösse in anderen Gegenden wiedergeben: LEVANDER (1901 b) an der Murmanküste: Länge 111—132  $\mu$ , STENROOS (1898) im Numijärvissee: Länge 0,212 mm, Breite 0,118 mm, Länge der Ruder 0,125 mm,<sup>1</sup> BURCKHARDT (1900) in den Schweizer Seen, Hauptart: Länge 110—125  $\mu$ , Länge der Ruder 110—150  $\mu$ , HUBER (1905) in den Montigglerseen: Länge 135—178  $\mu$ . EHRENBURG gibt die Länge zu 136  $\mu$ , HUDSON und GOSSE zu 127  $\mu$ , WEBER zu 120—150  $\mu$  an.

Eine der Varietäten von *P. trigla*, die in Mitteleuropa vorkommen, nämlich var. *euryptera* WIERZEJSKI (1891) oder var. *major* BURCKHARDT (1900), habe ich auf Spitzbergen nicht beobachtet. Auch habe ich var. *minor* VOIGT (1904) (= f. *palustris* LIE-PETTERSEN 1909) nicht gesehen. Diese letztere Form wird von LUCKS (1912) als eine besondere Art, *P. minor* VOIGT, aufgefasst.

DIEFFENBACH (1911) betrachtet auch *P. euryptera* als eine besondere Art und nicht als eine "Varietät der *P. platyptera*, wie man irrtümlich angenommen hat, da Bildung von besonderen Dauereiern (Taf. XI, Fig. 18) beobachtet wurde. Letztere hat man bis jetzt jedenfalls wegen ihrer Ähnlichkeit mit Subitaneiern übersehen. Monozyklisch, vorkommend nur von Juli bis September." DIEFFENBACHS Angabe dürfte in Anbetracht des solchenfalls sehr eigentümlichen Auftretens der Art als der Bestätigung bedürftig anzusehen sein, bevor man sie als sicher betrachten kann.

Andere Forscher betrachten wohl die var. *euryptera* als eine an die warme Jahreszeit gebundene Temporalvariation. Sie ist von Finnland (LEVANDER 1894) bis zu den Alpen hin beobachtet worden. Ihr Charakter als Temporalvariation ist jedoch von einigen Forschern (WESENBERG-LUND 1904) bezweifelt und, wie oben angegeben, von DIEFFENBACH bestritten worden.

HUBER (1905) konstatiert eine andere Form von Temporalvariation bei *P. trigla* im Gebiete der Montigglerseen, die sich darin äussert, dass "die Individuen des warmen Wassers Juni bis Juli (schon Ende März) entschieden kleiner sind als diejenigen des kalten Wassers". Er sagt weiter hierüber: "In diesem Befunde erblicke ich wiederum eine Stütze für den schon mehrfach erwähnten Zusammenhang zwischen Temperatur, 'innerer Reibung' des Wassers und Anpassung der Schwebeorganismen".

<sup>1</sup> Den Massen nach zu urteilen, scheint diese Form der var. *euryptera* anzugehören.

Derartige Temporalvariationen von *P. trigla* wie die oben angedeuteten habe ich, wie gesagt, nicht auf Spitzbergen beobachtet, auch sind sie aus keinen anderen arktischen Gegenden (Island, WESENBERG-LUND, siehe unten) bekannt.

### Fortpflanzungsverhältnisse.

*P. trigla* muss auf Spitzbergen als monozyklisch angesehen werden mit geschlechtlicher Fortpflanzung und Bildung von Dauereiern am Ende der Vegetationsperiode. Zwar ist es mir nie gelungen, Dauereier zu beobachten, aber das Auftreten von ♂-Eiern in mehreren der späteren Proben (siehe die Tabelle) zeigt deutlich, dass Befruchtung und Dauereibildung bevorstehen. Da in See XXI d.  $12\frac{1}{2}$  keine Exemplare Eier tragen, so ist es wahrscheinlich, dass die Dauereibildung hier abgeschlossen ist. Sie würde also Ende August und Anfang September, etwas verschieden in verschiedenen Gewässern, stattfinden.

Der grössere Teil des Generationszyklus, nachdem die 1. Generation um den 1. Juli herum aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangen, wird von Subitaneibildung und Fortpflanzung auf parthenogenetischem Wege während einer nicht näher bestimmbar Anzahl Generationen eingenommen. Die Anzahl der Subitaneier ist 1–3. Ihre Grösse ungefähr  $50-60 \times 70-90 \mu$ . Die ♂-Eier, die in der Mitte und der zweiten Hälfte des August aufzutreten beginnen, werden in einer Anzahl von 1–4 von jedem Weibchen getragen. Sie wechseln an Grösse zwischen  $30-33 \times 30-40$ .

*P. trigla* überwintert mit Sicherheit nicht auf Spitzbergen.

Dies scheint dagegen der Fall auf Island zu sein. WESENBERG-LUND (OSTENFELD und WESENBERG-LUND 1905) sagt nämlich von ihr: "*P. platyptera* is perennial, although it has not been found in a few of the early spring samples. The variety *euryptera* has not been found. *P. platyptera* has a great max (14th July); at that time some individuals with male eggs have been proved; the dark-spined winter eggs are by no means rare, especially in the autumn and winter samples." Auch hier dürfte jedoch das Sommermaximum zum grössten Teil auf der Entwicklung der Dauereier und nicht auf den eventuell überwinternden Tieren beruhen. Monozyklie scheint zu herrschen.

Aus anderen arktischen Gegenden fehlen Angaben über die Fortpflanzungsverhältnisse der Art, wie überhaupt aus Nordeuropa.

WESENBERG-LUND (1908) hat in Dänemark in grösseren Seen gefunden, dass *P. trigla* dizyklisch ist, mit Maxima und Sexualperioden im Mai und September bis Oktober. Sie ist seltener Juni bis August als während des Winters. In Teichen und Kleinseen ist sie polyzyklisch. Sowohl in grösseren als in kleineren Gewässern ist sie perennierend.



In der Gegend von Plön hat VOIGT (1904) sie gleichfalls perennierend mit Minimum Oktober—Februar gefunden. Dauereier wurden Mai—Juni und September—November angetroffen. Die Art ist also hier wenigstens in einigen Fällen dizyklisch. In mehreren Seen sind jedoch Dauereier nur während der einen dieser Perioden angetroffen worden.

Nach DIEFFENBACH (1911) ist die Art polyzyklisch und perennierend in den von ihm untersuchten Teichen in der Gegend von Leipzig.

Auch die übrigen Angaben aus dem mitteleuropäischen Tieflande scheinen für Di- oder Polyzyklie zu sprechen.

Auch in höher gelegenen Seen scheint *P. trigla* der Regel nach dizyklisch und perennierend mit Minimum im Winter zu sein.

So sagt STEINER (1911, S. 16): "Für den Hinterburgsee scheint eher dizyklisches Verhalten vorzuliegen, doch ist das erste Maximum sehr wenig ausgeprägt. Deutlich aber ist die zweite Maximalperiode zu erkennen."

HUBER (1905) fand in den Montigglerseen das Sommermaximum im Juni und das Wintermaximum im November—Dezember.

LOZERON (1902) konstatierte im Züricher See ein Maximum im Juni und September—Oktober, ein Minimum im Winter.

BURCKHARDT dagegen konstatierte im Vierwaldstättersee ein Maximum im Juli—August, abgegrenzt durch eine Periode des Ansteigens, April—Juli, und eine solche der Abnahme, September—November. Minimum Dezember—April.

Diese Angabe BURCKHARDTS deutet am ehesten auf Monozyklie.

Auch HUBER (1909) hat im Lago della Crocetta (Bernina, 2306 m) eine monozyklische *P. trigla* zu finden geglaubt.

Bei *P. trigla* tritt uns also dieselbe Erscheinung wie bei so vielen anderen Süßwasserarten mit zyklischer Fortpflanzung entgegen, dass diese nämlich in Mitteleuropa und im Tieflande di- oder polyzyklisch, in den Hochgebirgen und in arktischen Gegenden (Island, Spitzbergen) dagegen monozyklisch ist.

### Vorkommen und Verbreitung.<sup>1</sup>

*P. trigla* kommt auf Spitzbergen in einer sehr grossen Anzahl Gewässer von wechselnder Beschaffenheit von relativ grossen und tiefen Seen bis zu kleinen, austrocknenden Tümpeln vor. Sie tritt stets planktonisch auf, verlangt aber zu ihrem Gedeihen in Übereinstimmung mit den meisten anderen hier vorkommenden Planktonarten offenes

<sup>1</sup> Die aussereuropäische und ausserarktische Verbreitung der verschiedenen Arten ist nach den Arbeiten von ANDERSON und SHEPHARD, v. DADAY, HARRING, HEMPEL, HILGENDORF, KIRKMAN, ROUSSELET, WEBER u. a. angegeben worden.

Wasser nur in unbedeutender Ausdehnung. In Brackwasser habe ich sie nicht beobachtet.

Wie es kommt, dass *P. trigla* in einigen Gewässern nicht erhalten worden ist, lässt sich nicht gut sagen. Möglicherweise ist sie in einigen Fällen so spärlich vorgekommen, dass sie deshalb nicht bei den Proben mitgekommen ist. In den Tümpeln XIII und XIV dürfte vielleicht die Vegetationsperiode zu kurz für ihre Entwicklung sein.

Ausser auf Spitzbergen ist *P. trigla* in anderen arktischen Gegenden gefunden worden: von BERGENDAL (1892) auf Grönland, von WESENBERG-LUND (1905) auf Island, von LEVANDER (1901) und mir (1917) an der Murmanküste, von SKORIKOW (1904) auf der Insel Kolgudjew und von v. HOFSTEN (1909) in den schwedischen Hochgebirgen.

Sie ist gemein in ganz Europa und geht hoch auf die Alpen hinauf; auch ist sie aus Nord- und Mittelamerika (HARRING 1914) und Asien (ZYKOFF 1903) bekannt.

In schwach salzigem und in brackigem Wasser kommt sie innerhalb des Schärenbezirks im Bottnischen Meerbusen (NORDQVIST 1890) und im Finnischen Meerbusen (LEVANDER 1894) sowie in den inneren Teilen norwegischer Fjorde (LIE-PETTERSEN 1905) vor. IMHOF (1886) hat sie in der Ostsee gefunden.

### Fam. Rattulidæ.

#### 2. *Diurella bidens* LUCKS.

Fig. 36.

Diese Art, die durch zwei dorsale Zähnen am Vorderrande des Panzers, durch zwei gleichlange Zehen, die etwa  $\frac{1}{4}$  der Panzerlänge erreichen und durch einen an der Ventralseite placierten Fuss gekennzeichnet ist, weicht von den von LUCKS (1912) beschriebenen Exemplaren durch bedeutend geringere Grösse ab. So gibt LUCKS folgende Masse an: Körperlänge 170  $\mu$ , Körpertiefe 60  $\mu$ , Zehen 55  $\mu$ . Meine Exemplare messen aber: Länge des Panzers 125–130  $\mu$ , Höhe 55–60  $\mu$ , Zehen 31–32  $\mu$ .

Sie stimmen aber mit den von mir (OLOFSSON 1917) an der Murmanküste gefundenen vollkommen überein. Masse: Länge 126–136  $\mu$ , Zehen 29–31  $\mu$ .

*D. bidens* kommt ziemlich gemein in der Vegetation mehrerer Gewässer vor.

Sie ist früher von LUCKS (1912) und SACHSE (1914) in Deutschland und von mir an der Murmanküste gefunden worden.

3. *Diurella uncinata* VOIGT.

Fig. 37.

Diese sehr charakteristische Art wird durch ein langes, spitziges, gebogenes Zähnnchen am Vorderrande des ventralen Teils und durch zwei ungleich lange Zehen, die von der Seite nicht getrennt erscheinen, ausgezeichnet. Sie ist übrigens die kleinste bisher bekannte *Diurella*-Art. Meine Exemplare weichen von denjenigen VOIGTS (1904) durch längere Zehe, etwas kürzeres Zähnnchen und geringere Grösse ab.

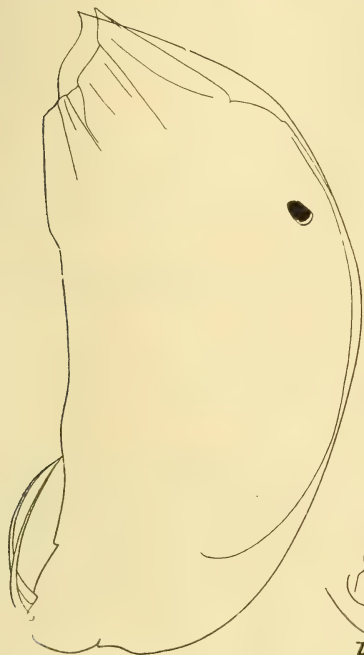


Fig. 36.

Fig. 36. *Diurella bidens* LUCKS.

Fig. 37.

Fig. 37. *Diurella uncinata* VOIGT.

Masse: Länge ohne Vorderzahn 83—88  $\mu$ , Vorderzahn 25—26  $\mu$ , grösste Zehe 27  $\mu$ . Nach VOIGT resp. 95, 27, 20  $\mu$ ; v. HOFSTEN (1909) sagt, dass seine Exemplare wie die meinigen kürzeren Zahn und längere Zehe als diejenigen VOIGTS hatten, gibt aber keine Masse an.

*D. uncinata* ist nur in ein paar Exemplaren in der Vegetation in zwei Tümpeln gefunden worden.

Sie ist zuvor aus Deutschland und Schweden bekannt.



#### 4. *Diurella longistyla* n. sp.

Fig. 38.

Diese neue Art wird dadurch charakterisiert, dass sie an der rechten Seite des Vorderrandes des Panzers nahe der Rückenseite ein einziges, ziemlich kurzes, scharfes Zähnchen trägt, das sich nach hinten in einem bis etwa den halben Körper entlang ziehenden Kiel fortsetzt. Die Hauptzehen sind ungleich lang, die längere (linke) etwa 40 % der Körperlänge, die kürzere ein wenig mehr als  $\frac{3}{4}$  der längeren. An der Basis der Hauptzehen sitzen einige kurze und feine Nebenzehen (Fig. 38 b).

Dank der starken Kontraktion des Panzers sieht man an dem abgebildeten Exemplar ein paar dornartige Spitzen am ventralen Vorderrande.

Masse: Länge des Panzers 140—145, Höhe 47, längere Zehe 53—57, kürzere Zehe 37—44  $\mu$ .

*D. longistyla*, die ihren Namen auf Grund der langen Zehen erhalten hat, ist durch die oben gegebenen Merkmale von den übrigen *Diurella*-Arten gut verschieden.

Sie kommt in der Vegetation mehrerer Gewässer ziemlich gemein vor.

#### 5. *Diurella obtusidens* n. sp.

Fig. 39.

Diese neue Art ist dadurch gekennzeichnet, dass der Vorderrand der linken Seite des Panzers, der bedeutend höher als der der rechten ist, ungefähr in der Mitte mit einem starken, abgestuften Zähnchen versehen ist. Die rechte Seite ist kürzer, im kontrahierten Zustande stark gefaltet und setzt sich nach hinten dorsal in einem Kiel bis zur halben Körperlänge fort. Die Zehen sind ungleich lang und sehr schmal, die längere (linke) etwa  $\frac{1}{3}$  der Körperlänge, die kürzere etwa  $\frac{3}{4}$  der längeren. Kleine Nebenzehen sind vorhanden. Panzer lang und schmal.

Masse: Länge 120  $\mu$ , längere Zehe 44  $\mu$ , kürzere Zehe 31  $\mu$ .

*D. obtusidens*, die ich nach dem starken, stumpfen Zähnchen benannt habe, kommt ziemlich gemein in der Vegetation einiger kleineren Gewässer vor.

#### 6. *Diurella minuta* n. sp.

Fig. 40.

Diese neue Art ist dadurch gekennzeichnet, dass der Vorderrand des Panzers Zähnchen und schärfere Vorsprünge entbehrt. Die linke Seite des Vorderrandes reicht in kontrahiertem Zustande ein wenig

weiter als die rechte. Von den ungleich langen Hauptzehen ist die längere (linke) etwa  $\frac{1}{3}$  der Panzerlänge, die kürzere, die sehr fein und,

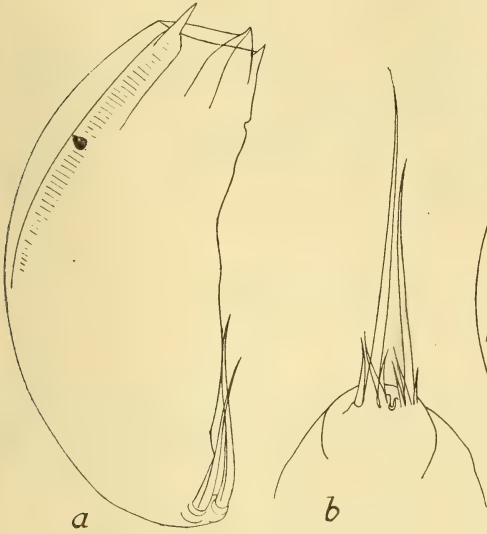


Fig. 38.

Fig. 38. *Diurella longistyla* n. sp.

Fig. 39.

Fig. 39. *Diurella obtusidens* n. sp.Fig. 40. *Diurella minuta* n. sp.

wenn man das Tier von der Seite sieht, von der längeren nicht getrennt scheint, etwa  $\frac{3}{4}$  der längeren. Kurze und schwache Nebenzehen kommen vor. Siehe im übrigen Fig. 40.

Masse: Länge 100  $\mu$ , Höhe 38  $\mu$ , längere Zehe 33  $\mu$ , kürzere Zehe 26  $\mu$ .

Diese Art kommt den zahnlosen Arten *D. brachyura* (GOSSE) und *D. dixon-nuttalli* JENNINGS am nächsten. Die erstere derselben hat jedoch untereinander ungefähr gleichlange Zehen, die letztere bedeutend längere, die Zehenlänge = die Hälfte der Panzerlänge.

*D. minuta* gehört den kleinsten *Diurella*-Arten an.

Sie ist in der Moosrandvegetation von ein paar Kleingewässern gefunden worden und kommt hier selten vor.

## 7. *Rattulus carinatus* LAMARCK.

Fig. 41.

Meine Exemplare von dieser Art weichen von JENNINGS (1903) Angaben darin ab, dass die Zehe oft gleichlang oder länger als der Panzer ist. Bisweilen ist sie ein wenig kürzer als dieser. Die Grösse wechselt ziemlich beträchtlich.

Masse: Länge des Panzers 150—175  $\mu$ , Zehe 150—175  $\mu$ .

Fig. 41 zeigt deutlich das Aussehen des Vorderrandes des Panzers und sein Verhältnis zum Kiel.

*R. carinatus* tritt gemein in der Vegetation einiger Kleingewässer auf.

Er ist zuvor aus Europa, Asien, Amerika und Australien bekannt und kommt sowohl in arktischen als gemässigten und tropischen Gegenden vor.

## 8. *Scaridium longicaudum* (O. F. MÜLLER).

Fig. 42.

Meine Exemplare dieser Art weichen von den Abbildungen und Beschreibungen der meisten neueren Autoren durch die im Verhältnis zu Fuss und Körper ungewöhnlich grosse Länge der Zehen ab. Sie sind also beinahe doppelt so lang als das letzte Fussglied, was nur HUDSON und GOSSE (1886 Pl. 21, fig. 5) angeben, während z. B. die Figur WEBERS (1898 Pl. 20, fig. 13—14) mit dem letzten Fussgliede gleich lange Zehen hat.

Masse: Gesamtlänge 410  $\mu$ , Länge der zwei ersten Fussglieder 45  $\mu$ , des letzten Fussgliedes 75  $\mu$ , der Zehen 135  $\mu$ .

*S. longicaudum* kommt selten in der Vegetation des Teichs XVI vor.

Er ist zuvor in Europa, Nordamerika, Asien, Afrika und Australien, sowohl in arktischen als in gemässigten und tropischen Gegenden gefunden worden.



## Fam. Salpinidae.

9. *Diaschiza gibba* (EHRBG.).

Fig. 43.

Infolge der ungenügenden Konservierung des Materials ist es im allgemeinen unmöglich, die *Diaschiza*-ähnlichen Rotatorien mit Sicherheit zu bestimmen. Es ist aber ganz sicher, dass diese Art in den Pro-

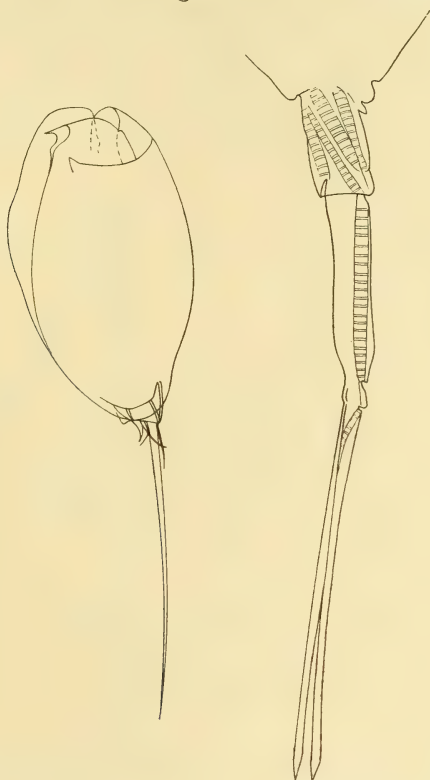


Fig. 41.

Fig. 42.

Fig. 41. *Rattulus carinatus* LAMARCK.Fig. 42. *Scaridium longicaudum* (O. F. MÜLLER). Fuss mit Zehen.

ben vorkommt, und dass sie die gemeinste unter ihnen ist. Fig. 43 zeigt eine Konturenzeichnung von einem Exemplar, das 92  $\mu$  lange Zehen hat. Bei anderen Exemplaren habe ich eine Länge der Zehen von 70—90  $\mu$  beobachtet.

Die Masse des abgebildeten Tieres sind: Länge ohne Zehen 177  $\mu$ , Zehen 92  $\mu$ .

*D. gibba* kommt in zahlreichen Gewässern, in der Regel in der Vegetation (vereinzelte Exemplare planktonisch), vor.

Sie ist zuvor aus verschiedenen Teilen von Europa (auch arktischen), Grönland, Nordamerika, Australien und Neuseeland bekannt.

10. *Diaschiza* sp. 1.

Fig. 44.

Diese Figur giebt das Aussehen einer anderen *Diaschiza*-Art wieder, die möglicherweise zur vorigen Art zu führen ist, die aber von den typischen Exemplaren dieser Art durch die bedeutend kürzeren Zehen abweicht. Die Länge der Zehen wechselt bei verschiedenen Exemplaren zwischen 51 und 59  $\mu$  und ist länger als bei den von DIXON-NUTTAL

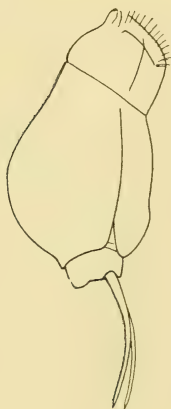


Fig. 43.

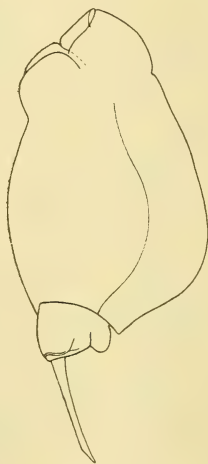


Fig. 44.

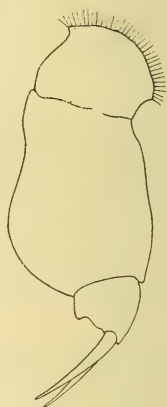


Fig. 45.

Fig. 43. *Diaschiza gibba* (EHRBG.).Fig. 44. *Diaschiza* sp. 1.Fig. 45. *Diaschiza* sp. 2.

und FREEMANN (1903) aufgeführten Arten, mit welchen sie im übrigen einige Übereinstimmungen zeigt.

Die Masse des abgebildeten Exemplares sind: Länge ohne Zehen 163  $\mu$ , Breite 98  $\mu$ , Zehen 58  $\mu$ .

11. *Diaschiza* sp. 2.

Fig. 45.

Die Figur zeigt eine andere *Diaschiza*-Form, die von den obigen durch ihre kleinere Grösse und ihre kürzeren Zehen, die ausserdem eine andere Gestalt haben, abweicht. Bei den vorigen läuft die Zehe ziemlich gleich breit bis in die Nähe der Spitze hin, verjüngt sich dann aber sehr schnell. Bei dieser verjüngt sie sich dagegen langsam und allmählich von der Basis bis zur Spitze. Sie ähnelt am meisten DIXON-

NUTTALS und FREEMANS Figur (Pl. IV, 11 a) von *Diaschiza caeca* GOSSE, ist aber bedeutend kleiner als diese. Da die inneren Organe nicht wahrgenommen werden können, ist eine sichere Bestimmung nicht möglich.

Masse: Länge ohne Zehen 149  $\mu$ , Zehen 47  $\mu$ .

## 12. *Diplax bicarinata* (PERTY).

Fig. 46.

Diese Art, die zu den Gattungen *Euchlanis*, *Salpina*, *Diplax* und *Mytilina* geführt worden ist (für Synonyme siehe HARRING 1913, S. 74),

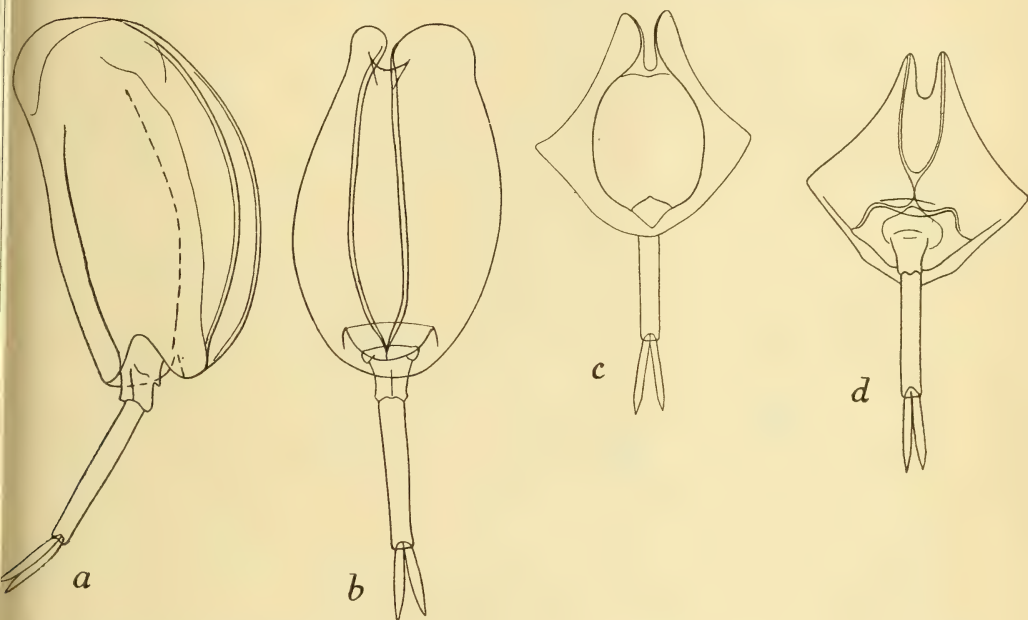


Fig. 46. *Diplax bicarinata* (PERTY). *a* von der Seite, *b* von oben, *c* von vorne, *d* von hinten.

dürfte zweifelsohne der Gattung *Diplax* zuzuweisen sein. Ihr Artname muss *bicarinata* (PERTY) und nicht *pertyi* (HOOD) sein, da die älteren Arten *Salpina bicarinata* EHREG. 1832 und 1838 mit anderen, früher beschriebenen Arten identisch sind, weshalb der Name *bicarinata*, als PERTY 1850 ihn gab, für keine andere Art präokkupiert war.

*Diplax bicarinata* ähnelt, von der Seite gesehen, *D. bidens* LEVANDER in der Form des Panzers. Der Panzer ist vorn gleichmässig gerundet, hinten ausgeschnitten in der Weise, wie Figur 46 a es zeigt. Der Dorsalrand ist gleichförmig gebogen, der Ventralrand in der Mitte schwach konvex. An der Rückenseite entlang laufen zwei ziemlich hohe und scharfe Kiele, die am Hinterende mit einander vereinigt sind, sich nach vorn aber in den Seitenrändern des Vorderendes getrennt fortsetzen.



Von diesen Kielen fällt der Panzer dachförmig mit konkaven Seiten gegen einen dem Körper entlang ziehenden, stumpfen Seitenkiel auf jeder Seite ab, der nach vorn ein wenig hinter dem Vorderrande endigt. Ventral von diesen Seitenkielen liegt der konvexe Bauchpanzer, der in der Mitte keinen markierten Kiel hat. Die Seitenränder des Vorderrandes, die sich dorsal in den Rückenkielen fortsetzen, sind an der Innenseite durch eine dünne Haut vereinigt. Ventral verlaufen sie nach hinten eine kurze Strecke getrennt, nach innen zu auch hier durch eine dünne Haut vereinigt.

Der Fuss ist 4-gliedrig und wird durch ein besonders langes, letztes

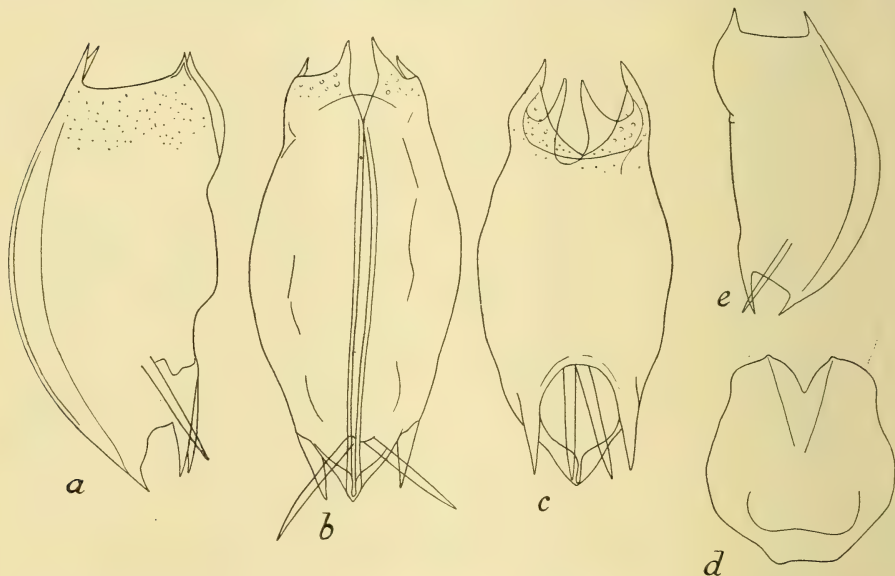


Fig. 47. *Mytilina mucronata* (O. F. MÜLLER). *a* von der Seite, *b* von oben, *c* von unten, *d* von hinten (Kontur), *e* ♂.

Glied, das an der Spitze die kurzen, lanzettförmigen Zehen trägt, gekennzeichnet.

Die Figuren geben das Aussehen von verschiedenen Seiten gesehen wieder.

Masse: Länge des Panzers 149—173  $\mu$ , Höhe 97—103  $\mu$ , Breite 93  $\mu$ , Länge des letzten Fussgliedes 51—70  $\mu$ , Länge der Zehen 31—38  $\mu$ . Meine Exemplare sind also bedeutend kleiner, als SACHSE (1912) für Deutschland angibt (Panzerlänge 240—250  $\mu$ ).

*Diplax bicarinata* habe ich nur in dem langsam fließenden Abfluss des Teichs XVI gefunden.

Sie ist zuvor von einigen Lokalen in Mitteleuropa (Deutschland, Russland, England) bekannt.

13. *Mytilina mucronata* (O. F. MÜLLER).

Fig. 47.

Ich teile hier einige Figuren dieser charakteristischen Art mit, die den Panzer von verschiedenen Seiten zeigen. Die Abweichungen von den von WEBER (1895) gegebenen beschränken sich auf einige Details betreffs des Aussehens und der Länge der Dornen. Fig. 47 *d* zeigt, dass

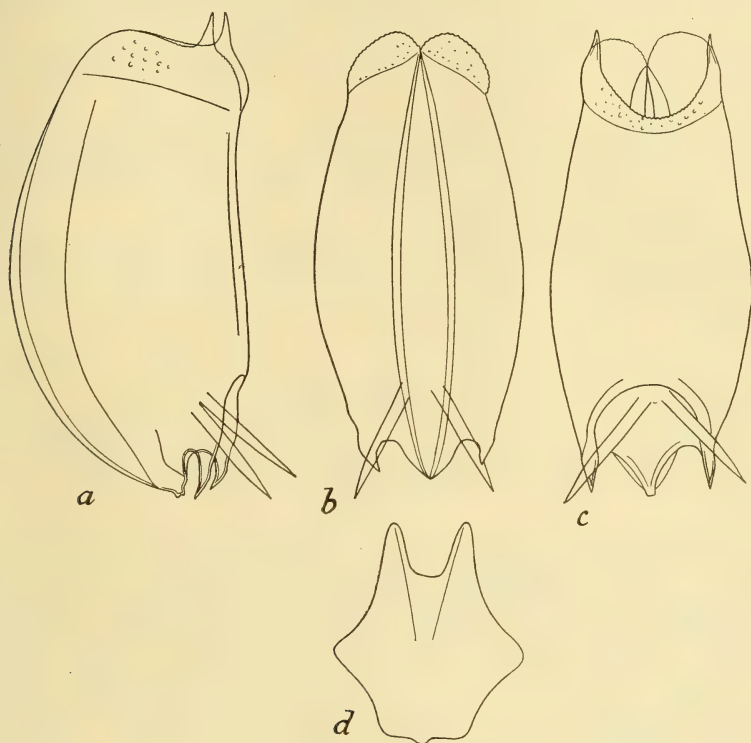


Fig. 48. *Mytilina brevispina* (EHRBG). *a* von der Seite, *b* von oben, *c* von unten, *d* von hinten (Kontur).

der Panzer im Durchschnitt scharf markierter Kiele entbehrt mit Ausnahme der auf der Rückenseite gelegenen, die ziemlich niedrig und breit sind. Fig. 47 *e* gibt den Panzer eines ♂ wieder.

Masse: ♀, Länge des Panzers 205–215  $\mu$ , Höhe 97–100  $\mu$ , Breite 95  $\mu$ , Zehen 53–60  $\mu$ ; ♂, Länge 135  $\mu$ , Höhe 70  $\mu$ .

*M. mucronata* kommt selten bis gemein in der reicheren Randvegetation einiger Kleingewässer vor und wird sehr selten vereinzelt im Plankton angetroffen. In kälteren, vegetationsarmen Gewässern fehlt sie ganz. ♂ sind nicht selten.

Sie ist zuvor in verschiedenen Teilen von Europa (nicht arktischen), auf Grönland und in Nordamerika gefunden worden.

#### 14. *Mytilina brevispina* (EHRBG.).

Fig. 48.

Die Figuren zeigen einige Abweichungen von den Abbildungen WEBERS (1898) von dieser Art. Besonders ist die Durchschnittsfigur von einem ganz anderen Aussehen, als die Figur WEBERS (Pl. 21, fig. 15) es zeigt. Im Verhältnis zu *M. mucronata* ist sie durch höhere dorsale, deutliche laterale und schwache ventrale Kiele gekennzeichnet.

Masse: Länge des Panzers 210–215  $\mu$ , Breite 92–107  $\mu$ , Zehen 60–70  $\mu$ .

*M. brevispina* kommt selten bis gemein auf ähnlichen Lokalen wie *M. mucronata* vor und ist wie sie an die Vegetation gebunden. Ist auch planktonisch gefunden worden.

Sie ist zuvor in verschiedenen Teilen von Europa, von Italien bis zum nördlichsten Norwegen, in Nordamerika, Asien und Australien gefunden.

#### Fam. Euchlanidæ.

#### 15. *Euchlanis dilatata* EHRBG.

Fig. 49.

Da die meisten Abbildungen der *Euchlanis*-Arten auch die für jede Art wenig charakteristischen Weichteile aufnehmen, will ich eine Figur mitteilen, die sich ausschliesslich auf den Panzer bezieht und seinen Bau deutlich zeigt (Fig. 49). Der Panzer ist nach vorn stärker gewölbt, am Vorderrande mit einem breiten, am Hinterrande mit einem etwas schmälern und tieferen Ausschnitt versehen. Ventralpanzer flach, etwas schmaler als der Dorsalpanzer, in der Mitte des Vorderrandes mit einem winkligen Einschnitt und sanft gerundeten Seitenkonturen, am Hinterrande abgerundet. Zehen schmal, gleichmässig breit. Die Grösse wechselt stark. Länge des Panzers 220–320  $\mu$ , Breite 165–255  $\mu$ , Länge der Zehen 70–100  $\mu$ . Die Masse einiger Exemplare sind, Länge  $\times$  Breite: 220  $\times$  165, 240  $\times$  195, 270  $\times$  210, 320  $\times$  255  $\mu$ . Die grössten Spitzberger Exemplare sind also grösser als diejenigen in Mitteleuropa: Länge bis 300  $\mu$ , Breite 190  $\mu$  nach LUCKS (1912); Länge 231–286  $\mu$ , Breite 190  $\mu$  nach VOIGT (1904). Andere Autoren geben noch kleinere Masse an.

*E. dilatata* kommt während der ganzen Vegetationsperiode in solchen Gewässern, die eine reiche Randvegetation haben, ziemlich gemein vor, während sie in solchen, wo die Randvegetation schwach ist oder fehlt, nicht vorkommt. Sie ist nur in der Vegetation gemein, kann aber



sporadisch planktonisch auftreten (tychoplanktonisch), was zuvor von mehreren Forschern wie z. B. STENROOS (1898), VOIGT (1904), LIE-PETTERSEN (1909) und LUCKS (1912) beobachtet ist. Dies trifft aber nur ein, wenn sie in der Randvegetation desselben Gewässers gewöhnlich ist. Sie kommt auch, obwohl selten, in wasserdurchtränktem Moorboden vor.

*E. dilatata* hat eine sehr weite Verbreitung sowohl in arktischen als in gemäßigten und tropischen Gegenden der alten und neuen Welt. Sie wurde auch in brackigem und salzigem Wasser gefunden.

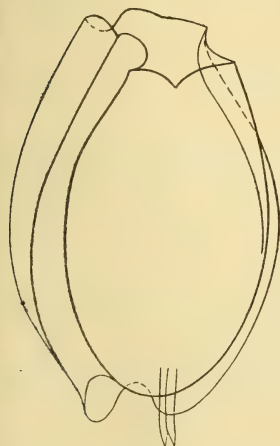


Fig. 49.

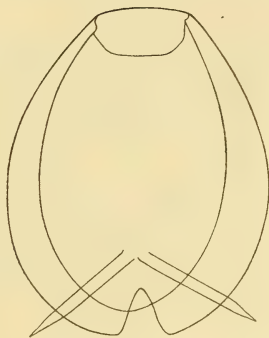


Fig. 50.

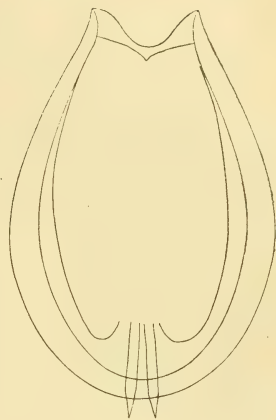


Fig. 51.

Fig. 49. *Euchlanis dilatata* EHREG.

Fig. 50. *Euchlanis oropha* GOSSE.

Fig. 51. *Euchlanis deflexa* GOSSE.

## 16. *Euchlanis oropha* GOSSE.

Fig. 50.

Wie Fig. 50 zeigt, wird diese Art gegenüber der vorhergehenden dadurch gekennzeichnet, dass der stark gewölbte Rückenpanzer am Vorderrande einen Einschnitt entbehrt, während der Einschnitt des Hinterrandes tiefer als bei *E. dilatata* ist. Der flache und schmale Ventralpanzer hat keinen solchen winkligen Einschnitt wie die vorige Art und ist in der ganzen Breite flach bogig, etwas kantig ausgeschnitten, am Hinterrande abgerundet. Die Zehen sind relativ länger als bei *E. dilatata*, schmal und gleichbreit.

*E. oropha* ist sehr klein, mit einer Länge von 140–170  $\mu$ , Breite 110–120  $\mu$ , Breite des Ventralpanzers etwa 80  $\mu$ , Länge der Zehen 60–65  $\mu$ . LUCKS (1912) gibt folgende Masse an: Länge des Rückenpanzers

142  $\mu$ , Breite 120  $\mu$ , Breite der Ventralpanzers 70  $\mu$ , Länge der Zehen 68  $\mu$ .

Auf Spitzbergen tritt *E. oropha* an denselben Lokalen und in derselben Weise wie *E. dilatata* auf, obwohl sie seltener als diese Art ist.

Sie ist zuvor aus verschiedenen Teilen von Europa und gemässigten und tropischen Gegenden von Amerika bekannt. In arktischen Gegenden ist sie zuvor nicht gefunden. LIE-PETTERSEN (1909) hat sie jedoch im nördlichsten Norwegen (Nordland und Finmarken) angetroffen.

### 17. *Euchlanis deflexa* GOSSE.

Fig. 51.

Diese Art weicht von den beiden vorhergehenden dadurch ab, dass der Rückenpanzer am Hinterrande nicht ausgeschnitten, sondern gleichförmig gerundet bis schwach konkav ist.

Masse: Länge des Panzers 245—340  $\mu$ , Breite 165—260  $\mu$ , Zehen 70—75  $\mu$ .

Sie kommt in der Vegetation einiger Gewässer mit den vorigen *Euchlanis*-Arten zusammen vor, ist aber seltener als diese.

*E. deflexa* ist zuvor in verschiedenen Teilen von Europa (auch arktischen) und in Nordamerika gefunden.

### 18. *Catyphna brevis* MURRAY.

Fig. 52.

Eine der auf Spitzbergen vorkommenden *Catyphna*-Arten stimmt ziemlich gut mit der von MURRAY (1913) beschriebenen *C. brevis* überein, die durch geringe Grösse, breiteren Dorsalpanzer, schwach konvexen Vorderrand des Panzers, deutliche "sharp incurved spines" und "toes widely divergent, curved, tapering, shouldered and clawed" gekennzeichnet ist. Die Figuren zeigen, dass alle diese Merkmale bei meinen Exemplaren vorkommen. Die Zehen sind jedoch nur schwach gebogen, und die Grösse etwas bedeutender, als MURRAY sie angibt. Die Identität dürfte jedoch sicher sein.

Masse: Länge des Panzers 85  $\mu$ , Breite 80—83  $\mu$ , Zehen 23 25  $\mu$ .

Mit dieser Art identisch ist ohne Zweifel HARRINGS (1914) *Lecane flexilis* (GOSSE), obwohl HARRING (S. 539) mitteilt, dass diese in ausgestrecktem Zustande mit der Figur GOSSES von *Distyla flexilis* (HUDSON and GOSSE 1886, vol. 2, p. 97, pl. 24, fig. 7) übereinstimmt. Andere Forscher, die diese Art GOSSES wiedergefunden haben, wie z. B. WEBER (1898), STENROOS (1898, *Catyphna flexilis* n. sp.), v. HOFSTEN (1909), LUCKS (1912) u. a., bringen jedoch ganz andere, mit den Abbildungen HUDSON

und GOSSES besser übereinstimmende Figuren und Beschreibungen, weshalb die Angaben HARRINGS irrtümlich sein dürften. *Lecane flexilis* (GOSSE) nach HARRING scheint mir ganz sicher mit *Catyphna brevis* MURRAY, dagegen nicht mit *Distyla flexilis* GOSSE identisch zu sein.

MURRAY gibt folgende Masse an: Länge des Panzers 70  $\mu$ , Breite 65  $\mu$ , Zehen 20  $\mu$ .

*C. brevis* kommt selten in der Vegetation von ein paar Gewässern vor. Zuvor ist sie in Schottland (MURRAY) und in temperierten und tropischen Teilen von Nordamerika (HARRING) gefunden.

### 19. *Catyphna rotundata* n. sp.

Fig. 53.<sup>1</sup>

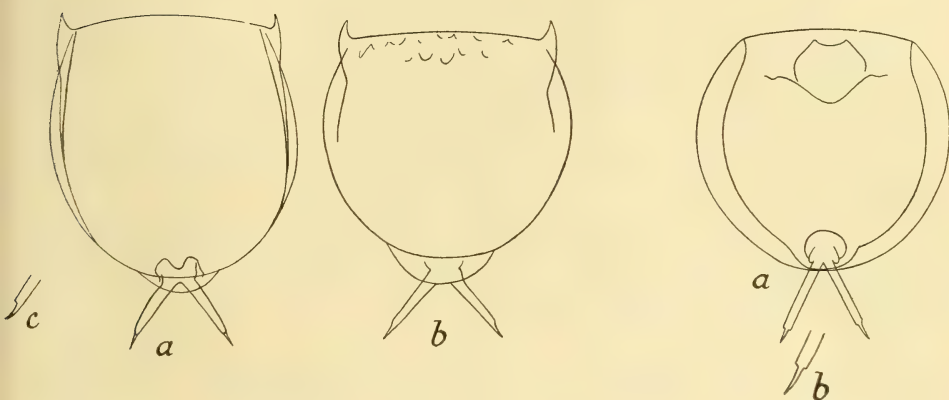


Fig. 52.

Fig. 52. *Catyphna brevis* MURRAY. c Zehe von a von der Seite.

Fig. 53.

Fig. 53. *Catyphna rotundata* n. sp. b Zehe von a etwas vergrößert.

Wie die Figur zeigt, wird diese Art durch einen beinahe kreisrunden Panzer mit breiterem Rückenschild gekennzeichnet. Der Vorder- und Hinterrand ist schwach konvex und entbehrt ganz Frontalecken. Die Breite des Panzers ist ein wenig grösser als die Länge. Die Zehen sind ziemlich kurz und gleichmässig breit mit einer, durch scharfe seitliche Einkerbungen auf jeder Seite abgesetzten Spitze.

<sup>1</sup> Die Figur ist nicht, wie alle die übrigen, cameraezeichnet. Sie ist nichtsdestoweniger völlig exakt, weil sie nach einer genauen Skizze, mit Detailzeichnungen u. a. von den Zehen, auf welchen sämtliche Masse angegeben waren, gezeichnet ist. Das Exemplar ist später verloren gegangen, und es ist mir trotz mehreren genauen Durchforschungen dieser Probe nicht gelungen, ein zweites Exemplar ausfindig zu machen. Dass ich diese Art überhaupt mitgenommen habe, beruht darauf, dass ihre Abweichungen von den übrigen Arten an so deutliche Merkmale gebunden sind, dass keine Bedenken betreffs ihrer Charakterisierung obwalten können.



Der runde, breite Panzer, das Fehlen der Frontalecken und das charakteristische Aussehen der Zehen unterscheiden diese Art von den übrigen *Catyphna*-Arten.

Masse: Länge des Panzers 105  $\mu$ , Breite 108  $\mu$ , Zehen 36  $\mu$ .

Nur ein einziges Exemplar dieser Art habe ich in der Probe 184, aus der Randvegetation des Teichs IV, beobachtet.

## 20. *Monostyla lunaris* (EHRBG.).

Fig. 54.

Diese charakteristische Art variiert ein wenig in bezug auf die Grösse und den Bau der Zehe. Bei den von mir beobachteten Exemplaren kann z. B. die Zehe vor der scharf abgesetzten Spitze mit einer (Fig. 54 *b*)<sup>1</sup> oder zwei (Fig. 54 *a*) deutlichen, paarweise angeordneten Einkerbungen an der Seite versehen sein. Deutliche, nach hinten gerichtete Nebenspitzen der Zehen können vorhanden sein (Fig. 54 *b*) oder fehlen (Fig. 54 *a*). Fig. 54 *c* zeigt ein Exemplar von der Seite.

Masse: Länge des Panzers 108—119  $\mu$ , Breite 85  $\mu$ , Zehe 53—59  $\mu$ .

*M. lunaris* kommt in der Vegetation mehrerer Gewässer vor, bisweilen ziemlich gemein.

Sie ist zuvor aus verschiedenen Teilen von Europa (auch arktischen), Nordamerika, Asien, Afrika und Australien bekannt. Sie ist auch in salzigem Wasser gefunden worden.

## 21. *Monostyla cornuta* (O. F. MÜLLER).

Fig. 55.

*Monostyla cornuta* ist leicht von der vorigen Art zu unterscheiden, vor allem durch ihre Zehe, die in der vorderen Hälfte parallele Seiten hat, in der hinteren Hälfte sich langsam und gleichmässig zu einer Spitze verjüngt. Die Zehe entbehrt Einkerbungen und Nebenspitze und ist an der Spitze nicht gespalten. Diese Art ist ausserdem bedeutend kleiner und breiter als *M. lunaris*, kann aber wie diese eine mondsichelförmige Partie zwischen den Vorderrändern des Dorsal- und Ventralpanzers aufweisen. Diese Partie kann übrigens bei *M. lunaris* bisweilen fehlen. Grösse, Gestalt des Panzers und vor allem die kurze Zehe und ihr Bau unterscheiden diese Arten deutlich von einander. Siehe Figuren und Masse.

Masse: Länge des Panzers 75  $\mu$ , Breite 69  $\mu$ , Zehe 25  $\mu$ .

v. HOFSTEN (1909) scheint eine abweichende Auffassung von dieser Art zu haben, seiner Synonymisierung der *M. cornuta* LEVANDER 1894 p. 51—52, Taf. III, Fig. 32 a mit *M. lunaris* nach zu urteilen. Diese Form

<sup>1</sup> Bei der Reinzeichnung der Figur ist diese Einkerbung nicht wiedergegeben worden.

LEVANDERS ist aber eine sehr typische *M. cornuta*, die in allen hier angeführten Merkmalen für *M. lunaris* abweicht. v. HOFSTEN teilt selbst keine Figuren oder Masse für *M. cornuta* mit. Dagegen scheint es mir sehr zweifelhaft, ob *M. cornuta* nach HUDSON und GOSSE (1886) zu dieser Art gehört. Aus oben (S. 569) angegebenen Gründen will ich jedoch

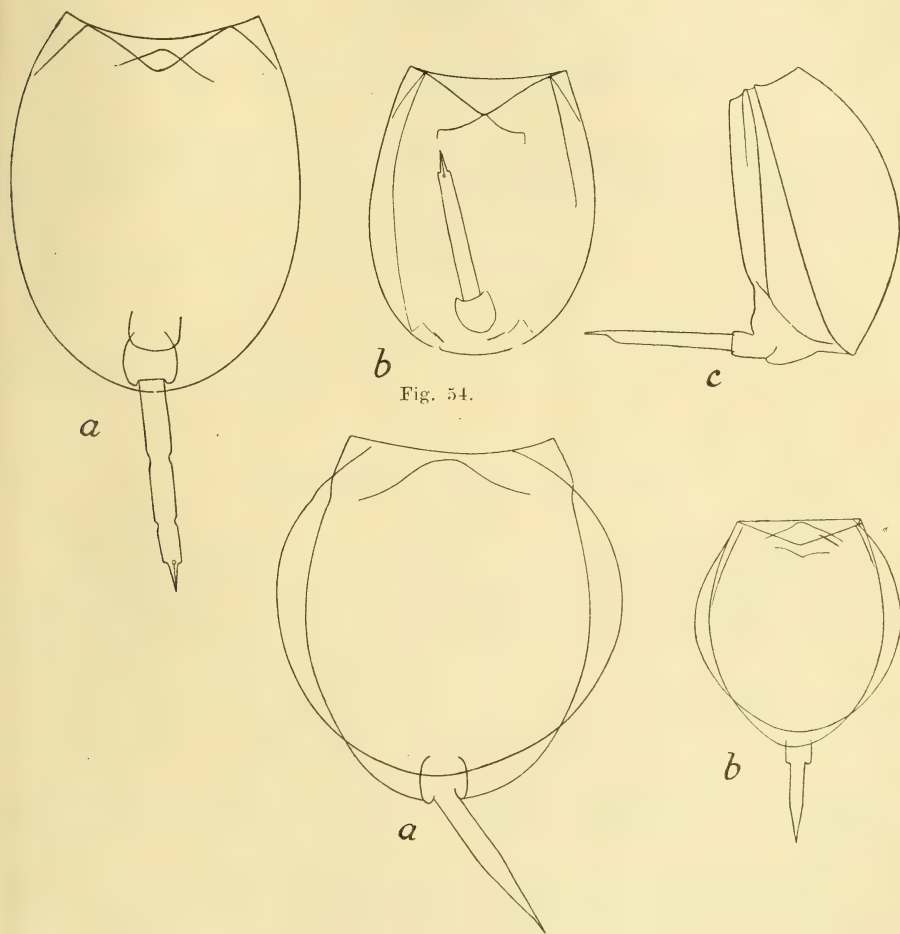


Fig. 55.

Fig. 54. *Monostyla lunaris* (EHRBG.). c b von der Seite.Fig. 55. *Monostyla cornuta* (O. F. MÜLLER).

auf diese Nomenklaturfragen nicht näher eingehen. Die vorhergehenden Anmerkungen haben nur etwas eingehender angegeben, welche Art ich hier meine.

*M. cornuta* habe ich in der Vegetation von ein paar Gewässern selten gefunden, im Teich III ein wenig gemeiner.

Sie ist zuvor aus verschiedenen Teilen von Europa (außen), Grönland und gemässigten und tropischen Teilen von Amerika bekannt. Sie ist auch in Salzwasser gefunden.

Fam. Colurellidæ.

22. *Metopidia oblonga* (EHRBG.).

Fig. 56.

In der Auffassung dieser Art stimme ich mit v. HOFSTEN (1909) vollkommen überein. Die folgende Diagnose zeigt das Aussehen und die

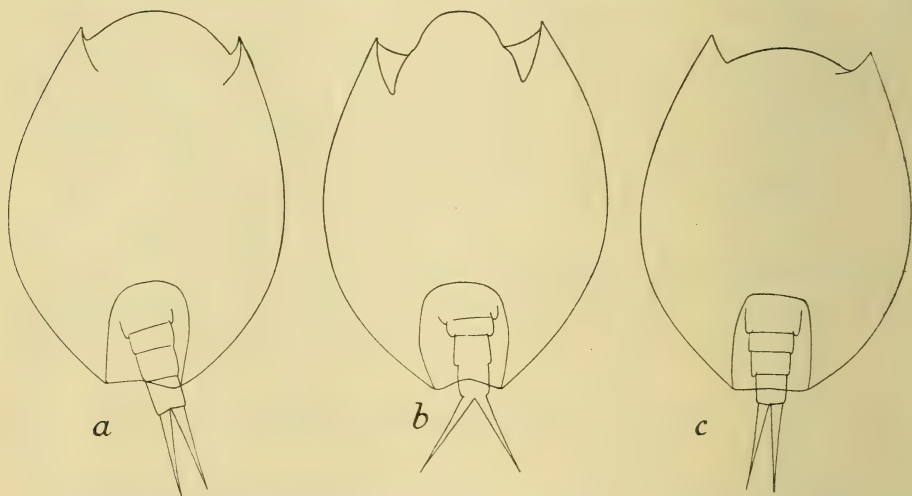


Fig. 56. *Metopidia oblonga* (EHRBG.).

Variation meiner Exemplare, insofern diese von den folgenden Arten abweichen.

Panzer länglich oval, ungefähr in der Mitte am breitesten, nach vorn und nach hinten gleichmässig sich verschmälernd. Die Hinterecken der Fussöffnung nicht zu triangelförmigen Spitzen ausgezogen. Der Hinterrand der Fussöffnung schwach, stumpf eingebuchtet bis nahezu gerade, ihre Seiten gerade oder nach aussen schwach winklig gebogen. Panzerlänge 93—97  $\mu$ , Breite 70—77  $\mu$ , Länge der Zehen 23—25  $\mu$ .

Die Übereinstimmung mit den von v. HOFSTEN gelieferten Massen ist sehr gross. Diese sind: Länge des Panzers 87—98  $\mu$ , Zehen 23—25  $\mu$ .

Hinsichtlich der Ausschnitte der Vorderränder des Panzers und des Baues des Fusses stimmt sie mit den beiden folgenden Arten *M. lepadella* und *M. quadricarinata* der Hauptsache nach überein. Wenigstens habe ich an meinen Exemplaren keine solchen Verschiedenheiten betreffs der



des Fusses und seiner Gliederzahl, wie sie v. HOFSTEN (1909) an-  
 und seine Figuren (Fig. 14 u. 15) zeigen, beobachtet. Vergl. Fig. 56.

*M. oblonga* variiert hauptsächlich hinsichtlich der Form der Fuss-  
 öffnung. Der Hinterrand der Fussöffnung kann nahezu gerade (Fig. 56 c)  
 oder deutlich winklig eingebuchtet (Fig. 56 a, b), ihre Seiten können  
 entweder gerade (Fig. 56 a, c) oder winklig gebogen (Fig. 56 b) sein. Diese  
 letzteren Merkmale kennzeichnet die neue Art LUCKS' *Metopidia similis*  
 LUCKS (1912), die zweifelsohne mit *M. oblonga* identisch ist. Schon HAR-  
 ING (1913) macht diese Synonymisierung. LUCKS' *M. oblonga* ist dagegen  
 die extrem lange und schmale *oblonga*-Form.

Als eigentümlich kann hervorgehoben werden, dass keine Exemplare  
 dieser Art in meinen alkohol- und formalinkonservierten Proben die in-  
 neren Weichteile völlig eingezogen haben, was aber alle Exemplare  
 von *M. lepadella* und *quadricarinata* haben.

*M. oblonga* ist nur in dem Moorboden des Teichs XVI gefunden  
 worden.

Sie ist zuvor von arktischen und gemässigten Gegenden von Europa  
 und Nordamerika bekannt.

### 23. *Metopidia lepadella* EHRLG.

Fig. 57.

Auch hinsichtlich *M. lepadella* stimme ich in der Hauptsache mit  
 der Auffassung v. HOFSTENS (1909) von dieser Art überein. Wie ich  
 schon früher (OLOFSSON 1917) hervorgehoben habe, sehe ich jedoch *M.*  
*quadricarinata* STENROOS nicht als synonym an.

Nach v. HOFSTEN weicht *M. lepadella* von *M. oblonga* durch folgende  
 Merkmale ab: "1. Der Panzer ist kürzer<sup>1</sup> und breiter, die grösste Breite  
 liegt hinter der Mitte. 2. Die hinteren Ecken sind zu beiden Seiten der  
 Fussöffnung zu kurzen, triangulären Spitzen verlängert. 3. Die Fussöff-  
 nung ist meist kürzer, meist auch nicht so regelmässig rektangulär,  
 sondern die Seitenkonturen etwas gerundet, oft auch vorn breiter als  
 hinten. 4. Der dorsale Hinterrand ist etwas tiefer eingebuchtet. 5. Der  
 Fuss reicht weiter nach hinten. 6. Die Zehen sind oft ein wenig länger".

Nur mit den Punkten 1, 2 und 6 dieser Charakteristik stimmen  
 meine Exemplare vollkommen überein. Im übrigen variieren sie sowohl  
 betreffs des Aussehens der Fussöffnung als auch der Einbuchtung des  
 Hinterrandes und der Länge des Fusses so stark, dass ein konstanter  
 Unterschied gegenüber *M. oblonga* in diesen Merkmalen nicht vorliegt  
 (Fig. 57). Auch die Panzerform variiert und kann, wie v. HOFSTEN  
 gezeigt hat, bisweilen *M. oblonga* ähneln. Konstante Merkmale sind aber  
 die dreieckigen Spitzen am Hinterrande der Fussöffnung und die bedeu-

<sup>1</sup> Nur relativ.

tendere Grösse, vor allem die grössere Breite, die im allgemeinen hinter der Mitte liegt, nebst der etwas grösseren Länge der Zehen.

Meine Exemplare messen: Länge des Panzers 105–115  $\mu$ , Breite 86–93  $\mu$ , Zehen 29–31  $\mu$ . Nach v. HOFSTEN resp. 98–108  $\mu$ , 76–82  $\mu$ , 27–30  $\mu$ .

*M. lepadella* ist die einzige *Metopidia*-Art, die auf Spitzbergen gemein vorkommt. Sie ist in der Vegetation mehrerer Gewässer gefunden worden, kommt aber selten in grösserer Anzahl vor. Sie findet sich auch im Plankton und dem Moorboden.

Auch im übrigen ist sie eine allgemeine, weitverbreitete Art, sowohl aus arktischen als aus gemässigten und tropischen Gegenden der alten und neuen Welt bekannt.

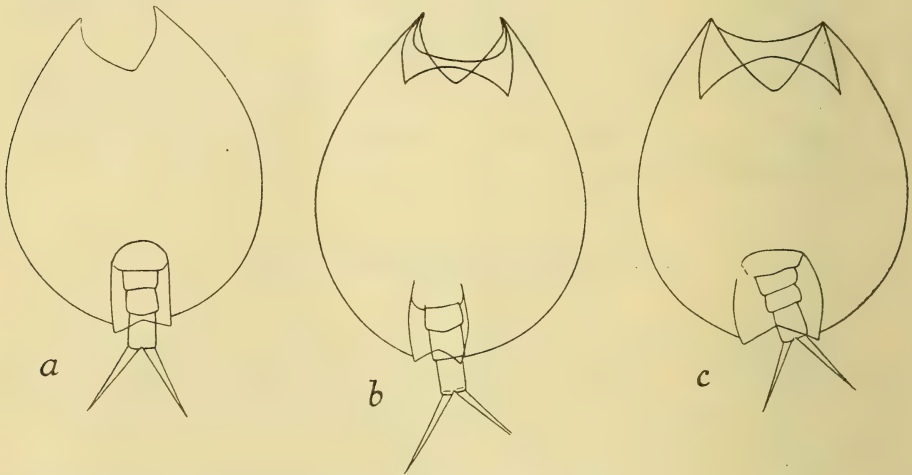


Fig. 57. *Metopidia lepadella* EHREG.

#### 24. *Metopidia quadricarinata* STENROOS.

Fig. 58.

Diese charakteristische und wenig variable Art ist durch eine mit geraden Seiten versehene Fussöffnung, deren hinterer, dorsaler Rand gerade mit gerundeten Ecken ist und sich immer ein wenig ausserhalb der Panzerkontur vorschiebt, gekennzeichnet. Die über der Fussöffnung gelegenen vier, nach vorne zu etwas divergierenden Falten, die der Art ihren Namen gegeben haben, sind, wenigstens an konserviertem Material, schwer wahrzunehmen. Gewöhnlich habe ich nur die beiden äusseren gesehen. In der Grösse nähert sie sich *M. oblonga*, obwohl der Panzer breiter, nach vorn und nach hinten sich stärker verschmälernd ist.

Die Masse betragen: Länge des Panzers 93–98  $\mu$ , Breite 75–77  $\mu$ , Länge der Zehen 24–25  $\mu$ . Sie sind somit ein wenig grösser als Ex-

emplare aus anderen Gegenden, Murmanküste resp. 92, 71, 22  $\mu$  (OLOFSSON 1917), Finnland 91, 68, 23  $\mu$  (STENROOS 1898), Deutschland 90, 70, 22  $\mu$  (LUCKS 1912).

*M. quadricarinata* kommt nur in ein paar Gewässern vor. Im Teich XVI tritt sie gemein in der Vegetation des oberen Teils auf. Vereinzelte Exemplare finden sich auch im Plankton.

Diese Art ist zuvor nur aus ein paar Lokalen in Finnland und Deutschland bekannt und neulich von mir an der Murmanküste gefunden worden (OLOFSSON 1917).

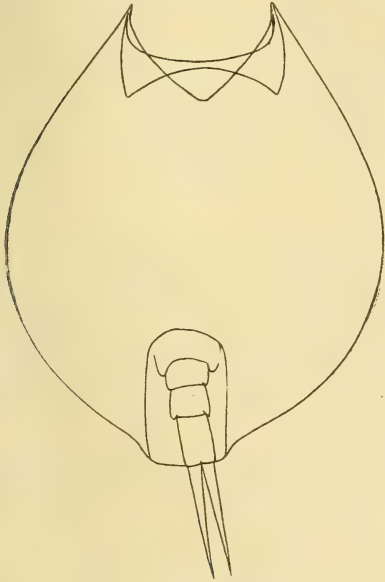


Fig. 58.

Fig. 58. *Metopidia quadricarinata* STENROOS.

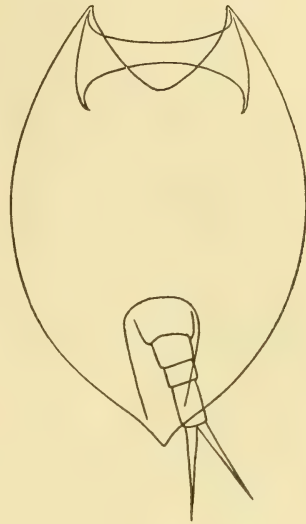


Fig. 59.

Fig. 59. *Metopidia acuminata* EHREGB.

## 25. *Metopidia acuminata* EHREGB.

Fig. 59.

Diese charakteristische Art ist dadurch gekennzeichnet, dass der Panzer nach hinten in eine Spitze ausgezogen ist, und die Fussöffnung sich nach hinten stark verjüngt. Im übrigen stimmt sie mit den vorigen im allgemeinen überein. Die Breite ist jedoch kleiner.

Masse: Länge des Panzers 92—100  $\mu$ , Breite 59—63  $\mu$ , Zehen 19  $\mu$ . Von anderen Gegenden werden ein wenig grössere Masse angegeben, vor allem für die Länge. Die von mir auf Spitzbergen gefundenen Exemplare haben auch eine ungewöhnlich kurze Spitze am Hinterende (Fig. 59).



LEVANDER (1894) gibt jedoch noch kleinere Masse an, 78—91 resp. 58—60  $\mu$ , und ungewöhnlich lange Zehen, 28  $\mu$ .

Ich habe diese Art nur in einem einzigen Gewässer, Teich XVI, gefunden, und hier nur in der Vegetation des fließenden Wassers, wo sie aber ziemlich gemein war. Ihr Auftreten in anderen Gegenden deutet nicht auf eine Vorliebe für solche Lokale.

*M. acuminata* ist nach HARRING (1916) "of world-wide distribution and usually fairly common".

Betreffs dieser vier *Metopidia*-Arten ist es von Interesse, dass zwei von ihnen ausschliesslich im Teich XVI (d.  $2^8/7$ — $2^9/7$ ) gefunden wurden, nämlich *M. oblonga* und *M. acuminata*. Hier kommt auch *M. quadricarinata* sehr gemein vor. Da dieser Teich sich in mehreren Hinsichten als von einem günstigen, wenig arktischen Typus erwiesen hat, liegt es nahe anzunehmen, dass diese Arten höhere Forderungen an die äusseren Verhältnisse stellen, als die arktischen Gewässer Spitzbergens im allgemeinen bieten können.

Von Interesse ist weiter, dass die verschiedenen *Metopidia*-Arten in diesem Teich so ungleichförmig verteilt sind. So ist z. B. *M. acuminata* auf die Vegetation des fließenden Wassers beschränkt, wo die übrigen Arten fehlen. *M. quadricarinata* kommt nur in der Vegetation des oberen Teils des Teichs, wo die übrigen Arten fehlen, und rein sporadisch im Plankton vor. *M. oblonga* ist in dem Moorboden, wo die übrigen fehlen, gemein.

Welche Ursachen diese scharf markierte, ungleichförmige Verteilung hervorrufen, gewähren meine Untersuchungen keine Möglichkeit zu entscheiden.

In kalten, vegetationsarmen Gewässern fehlen diese *Metopidia*-Arten. Hier kommt jedoch *M. lepadella* vor, wenn nur eine schwache Moosvegetation vorhanden ist. Siehe weiter S. 633!

## 26. *Lophocaris oxysternon* (GOSSE).

Fig. 60.

EHRENBERG (1838, S. 458) schlägt den Gattungsnamen *Lophocaris* für seine Art *Lepadella salpina* vor, jedoch ohne ihn selbst anzuwenden. JENNINGS (1900) und LUCKS (1912) synonymisieren mit dieser Art *Metopidia oxysternon* nach GOSSE (1851). 1910 schlägt Iroso den Gattungsnamen *Oxysterna* für diese Art vor, nimmt aber 1913 den von EHRENBERG vorgeschlagenen *Lophocaris* auf, gleichzeitig damit dass er die Art in die beiden Arten *L. salpina* EHRBG und *L. oxysternon* (GOSSE) aufteilt. Hierin folgt ihm HARRING (1916). Wenn diese Teilung motiviert ist, sind meine Exemplare zu *L. oxysternon* (GOSSE) zu führen. Sie weichen aber von der Beschreibung HARRINGS durch einen deutlich gezähnten,

dorsalen Vorderrand, durch einen im Querschnitt weniger hervortretenden dorsalen Kiel und durch bedeutendere Grösse ab. An meinen formalin-konservierten Exemplaren habe ich weiter nur einen kurzen, eingezogenen Fuss beobachten können.

Da ich aber kein lebendes oder zweckmässig konserviertes Material gehabt habe, kann ich mich über die Bedeutung dieser Abweichungen oder über Irosos Aufteilung dieser Gattung in zwei Arten nicht äussern. Siehe im übrigen die Figuren!

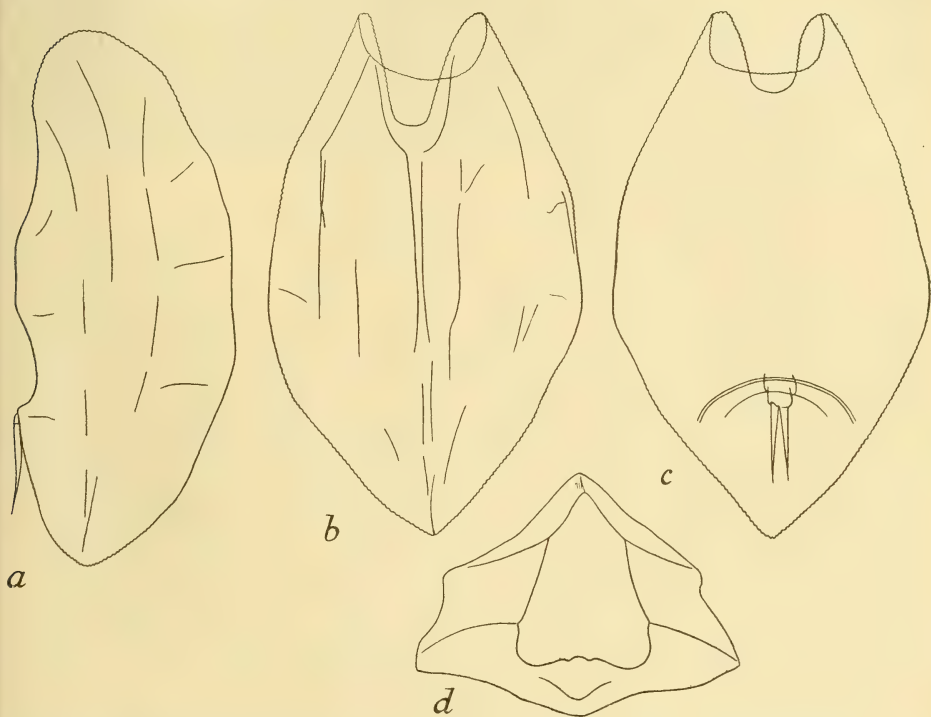


Fig. 60. *Lophocaris oxysternon* (GOSSE). *a* von der Seite, *b* von oben, *c* von unten, *d* von vorne.

Masse: Länge des Panzers 175–190  $\mu$ , Breite 110–115  $\mu$ , Zehen 30  $\mu$ . WEBER (1898) gibt die Länge ("longueur total") zu "environ 0,14 à 0,20 mm" an. LUCKS gibt die Länge des Panzers zu "163  $\mu$  und darüber", Breite 120  $\mu$ , Zehen 23  $\mu$  an. HARRING gibt sehr kleine Masse: "length of lorica 120  $\mu$ , width 75–80  $\mu$ , length of toes 24  $\mu$ " an.

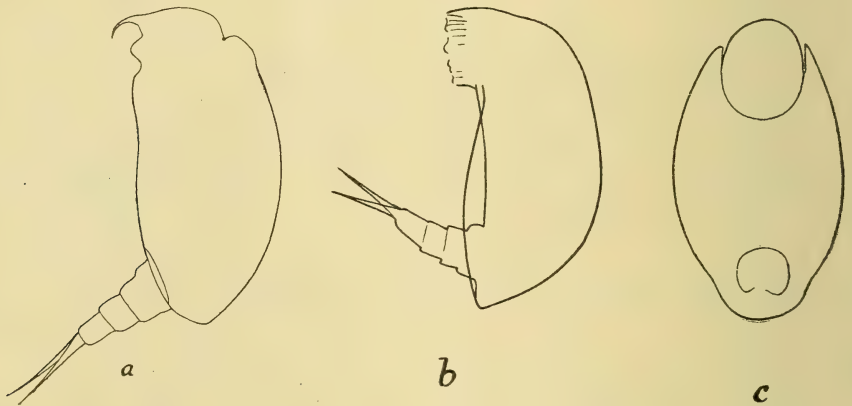
Ich habe diese Art nur im Teich XVI gefunden, wo sie ziemlich gemein sowohl im Plankton als in der Randvegetation vorkam.

Sie ist zuvor nicht nördlich vom südlichen Norwegen, von wo sie LIE-PETTERSEN (1909) beschreibt, gefunden worden. Übrigens scheint sie sehr selten zu sein; sie ist aus Mittel- und Südeuropa und Nordamerika bekannt.

27. *Colurella obtusa* (GOSSE).

Fig. 61.

Unter den von mir auf Spitzbergen beobachteten *Colurella*-Arten mit hinten nicht zugespitztem Panzer gibt es wenigstens zwei Formen, die ziemlich gut von einander verschieden sind. Ich führe sie zu dieser und der folgenden Art. *C. obtusa* wird dann durch geringere Grösse, deutlich getrennte Zehen und niedrigeren Panzer gekennzeichnet. Die Zehen sind an meinen Exemplaren relativ ebenso lang wie bei der folgenden Art, absolut aber viel kürzer. Fig. 61 zeigt das Aussehen von ein paar Exemplaren. Da die Weichteile im Gegensatz zu den folgenden Arten nicht eingezogen sind, habe ich den Vorderrand des Panzers nicht beobachten können.

Fig. 61. *Colurella obtusa* (GOSSE). c b von unten.

Masse: Länge des Panzers 54—61  $\mu$ , Höhe 31—34  $\mu$ , Zehen 20—24  $\mu$ . Die Zehen sind somit bedeutend länger, als man im allgemeinen für die Art angibt. Schon STENROOS (1898) hat dies hervorgehoben.

*C. obtusa* kommt selten in der Vegetation einiger Gewässer vor.

Im übrigen ist sie aus verschiedenen Teilen von Europa und Nordamerika bekannt. In arktischen Gegenden ist sie zuvor nicht gefunden worden.

28. *Colurella amblytelus* (GOSSE).

Fig. 62.

Wie v. HOFSTEN (1909, 1912) rechne ich zu dieser Art alle *Colurella*-Formen mit hinten abgerundetem Panzer und ziemlich langen Zehen



und füge, um sie schärfer von *C. obtusa*, bei welcher die Zehen auch lang sind, zu unterscheiden, hinzu, dass die Zehen nicht getrennt erscheinen dürfen. Von *C. obtusa* weicht sie auch durch ihre bedeutendere Grösse ab.

Fig. 62 *a* und *b* zeigen ein Exemplar, von der Seite und von unten gesehen. Es stammt aus brackigem Wasser und ist durch eine elegante Panzerform, nach vorn breit, nach hinten sich verjüngend, gekennzeichnet. Es stimmt ziemlich gut mit den von LUCKS (1912) gegebenen Figuren von seiner neuen Art *Colurella compressa* (*Colurus compressus*) überein und ist bei einer Aufteilung der Art *C. amblytelus* unzweifelhaft zu dieser zu führen.

Masse: Länge des Panzers 80  $\mu$ , Höhe 50  $\mu$ , Zehen 27  $\mu$ .

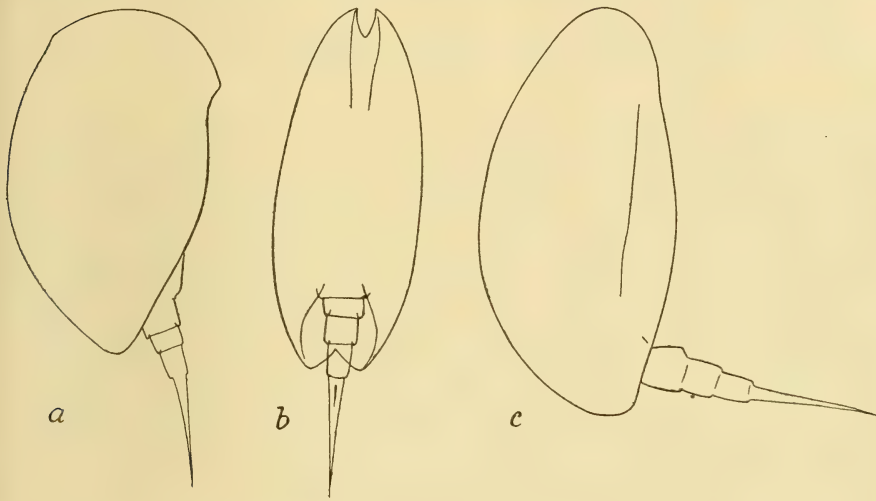


Fig. 62. *Colurella amblytelus* (Gosse). *b a* von unten.

Fig. 62 *c* zeigt eine ganz verschiedene Form, die durch einen nach vorn stark sich verjüngenden Panzer und geringe Höhe gekennzeichnet ist. Die grösste Höhe hinter der Mitte. Sie ist in der Vegetation von süssem Wasser gefunden worden.

Masse: Länge des Panzers 97  $\mu$ , Höhe 48  $\mu$ , Zehen 31  $\mu$ .

Der grosse Unterschied zwischen den obigen Formen lädt zu einer Aufteilung von *C. amblytelus* in mehrere Arten oder Varietäten ein. Ich sehe es aber als notwendig an, eine solche Aufteilung auf ein grosses und lebendes Material zu basieren, weshalb ich mich hier auf diese kurzen Beschreibungen der auf Spitzbergen gefundenen Formen beschränke. Mit Hilfe der Figuren dürfte es möglich sein, sie unter eventuell hinzukommenden kleineren Arten zu placieren.

*C. amblytelus* ist auf Spitzbergen teils in süssem, teils in brackigem

Wasser gefunden worden. In süßem Wasser kommt sie sehr selten in der Vegetation einiger Kleingewässer vor.

Sie ist zuvor sowohl als Süß-, wie als Brack- und Salzwasserform aus verschiedenen Teilen von Europa, auch arktischen, und aus Grönland bekannt.

## 29. *Colurella adriatica* HEMPR. & EHREBG.

Fig. 63.

Auch diese Art fasse ich wie v. HOFSTEN (1909, 1912) als eine grosse, durch lange Zehen und hinten zugespitzten Panzer gekennzeichnete Art auf. Die Zehen erscheinen nicht von einander getrennt. Wie die Figuren zeigen, habe ich auf Spitzbergen zwei Formen beobachtet,

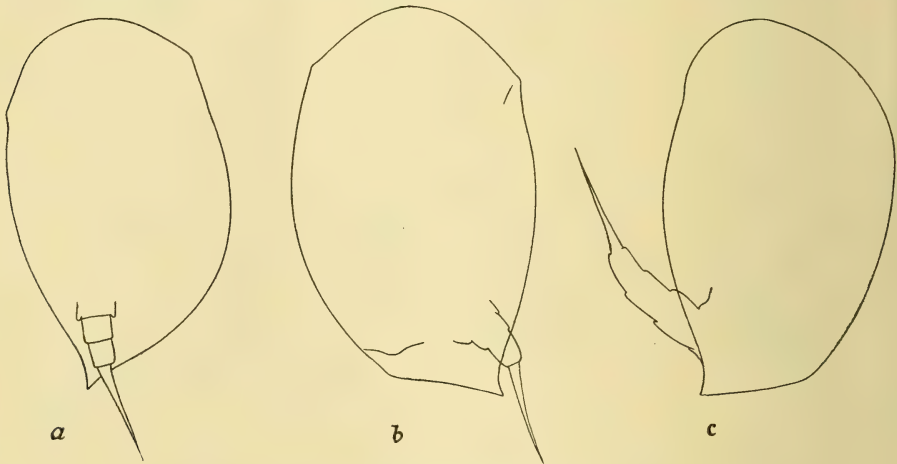


Fig. 63. *Colurella adriatica* EHREBG.

von denen die eine (Fig. 63 a) durch eine nach hinten gleichmässig abfallende Rückenkontur gekennzeichnet ist. Bei der anderen (Fig. 63 b, c) bildet die Rückenkontur hinten einen deutlichen Winkel, von welchem aus der Hinterrand gerade zur Panzerspitze verläuft. Die Figuren zeigen übrigens, dass die beiden abgebildeten Exemplare des zweiten Typus durch die Form des Vorderrandes des Panzers von einander abweichen.

Die Grösse der abgebildeten Exemplare ist der Reihenfolge nach (a, b, c): Länge des Panzers 92, 90, 90  $\mu$ , Höhe 54, 60, 55  $\mu$ , Zehen 30, 28, 27  $\mu$ .

*C. adriatica* habe ich in der Vegetation von ein paar Gewässern gefunden. So kommt sie im Teich XVI vor, wo sie in der Vegetation des langsam fliessenden Ausflusses in der Nähe des Teichs ziemlich gemein ist. Wahrscheinlich ist es diese Art, die BRYCE (1897) unter dem Namen *Colurus caudatus* EHREBG. aus Spitzbergen aufführt.

Sie ist zuvor aus süßem und salzigem Wasser in verschiedenen Teilen von Europa und Nordamerika bekannt.

Wie oben betreffs der *Metopidia*-Arten bemerkt man, dass sämtliche *Colurella*-Arten im Teich XVI vorhanden sind, im übrigen aber sehr selten und in der Regel nur mit einer Art an jedem Lokal vorkommen. Sie sind wahrscheinlich mit Ausnahme der Brackwasserform von *C. amblytelus* Vegetationsformen, die nicht planktonisch angetroffen sind. Sie sind aber im allgemeinen so selten, dass die vereinzelt gefundenen Exemplare zu irgendwelchen sicheren Schlussfolgerungen in dieser Hinsicht kaum berechtigen.

### Fam. Brachionidæ.

#### 30. *Notholca striata* (O. F. MÜLLER).

Fig. 64.

Diese elegante Art variiert ein wenig betreffs des Aussehens des Panzers und der Länge der Vorderstacheln. Fig. 64 *a* zeigt ein Exemplar mit ungewöhnlich kurzen Vorderdornen und einem gegen das Vorderende wenig verjüngten Panzer. Fig. 64 *b* zeigt aber eine Form mit ungewöhnlich langen Dornen und einem vorn ziemlich stark verjüngten Panzer. Die erste Form ist bei Beginn der Vegetationsperiode, die zweite in der Mitte des Sommers in fließendem Wasser erbeutet. Ob man es hier mit lokalen Typen oder Temporalvariationen zu tun hat, ist nach meinem Materiale unmöglich zu entscheiden.

Übrigens zeichnen sich die Spitzbergener Exemplare durch breit gerundeten Panzer und ein Aussehen des Vorderrandes des Ventralpanzers, das von der Figur v. HOFSTENS (1909, Fig. 24) abweicht, aus. Die übrigen Autoren bringen keine Abbildungen, die einen näheren Vergleich ermöglichen. Das Aussehen geht aus den Figuren deutlich hervor.

Masse: Totallänge 136—156  $\mu$ , Breite 105—115  $\mu$ , Länge der Mitteldornen 14—31  $\mu$ .

Übergangsformen zu der von mehreren Forschern als eine Varietät von dieser Art betrachteten *N. acuminata* fehlen ganz. Wahrscheinlich bildet diese Form, wie DIEFFENBACH (1911) meint, eine gut verschiedene Art, eine Ansicht, der ich mich schon früher (OLOFSSON 1917) angeschlossen habe.

*Notholca striata* kommt auf Spitzbergen sowohl im Plankton als auch in der Vegetation vor, und scheint sich hierbei in verschiedenen Gewässern verschieden zu verhalten. In einigen grösseren Seen scheint sie rein planktonisch zu sein, während sie in kalten Kleingewässern vor allem in der schwachen, submersen Moosvegetation vorkommt. Eine typische Vegetationsform ist sie aber nicht und fehlt ganz in den Ge-



wässern, in denen die Vegetation reicher ist. Es scheint, als ob sie die am meisten ausdauernde aller Spitzbergener Rotatorien wäre, auch ist sie in einigen kalten Gewässern die einzige Rotatorien-Art, wie sie die einzige in kaltem, fließendem Wasser gemein vorkommende Art ist. Nach ihrem Vorkommen auf Spitzbergen zu urteilen, ist sie eine ausgeprägte, stenotherme Kaltwasserart.

Hiermit stimmt auch ihr Auftreten in südlicheren Gegenden gut überein, wo sie von sämtlichen Forschern als eine ausgeprägte Winterform angesehen wird. Die meisten Autoren nehmen an, dass sie während des Sommers verschwindet. LAUTERBORN (1898, S. 174) betrachtet sie aber als perennierend, obwohl im Winter allgemeiner.

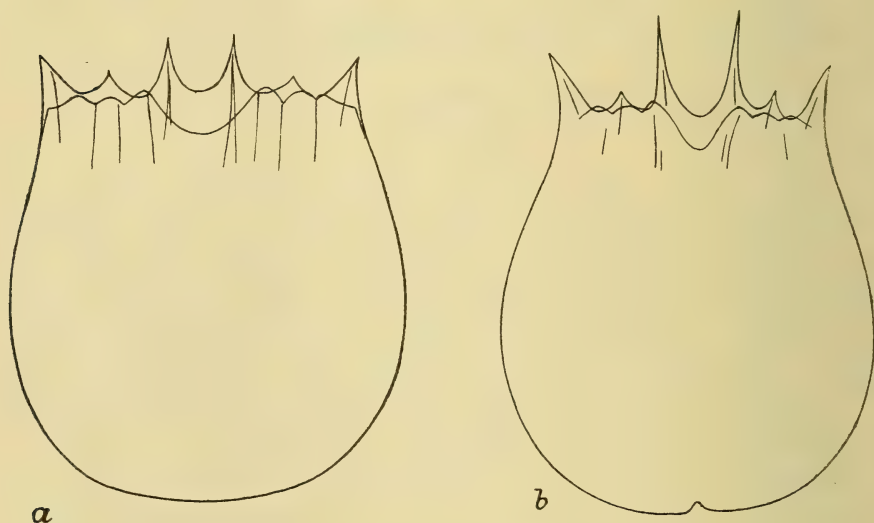


Fig. 64. *Notholca striata* (O. F. MÜLLER).

Nach DIEFFENBACH (1911, S. 24) ist sie monozyklisch mit Max. März—April. Meine Untersuchungen sagen nichts über ihre Fortpflanzungsverhältnisse aus.

Sie ist zuvor aus dem nördlichen und mittleren Europa (auch arktischen Gegenden) und Nordamerika bekannt. Sie kommt auch in salzigem Wasser vor.

### 31. *Notholca acuminata* (EHRBG.) var. *extensa* n. var.

Fig. 65.

Diese ungewöhnlich extreme *acuminata*-Form ist durch einen hinten in einen dünnen, sehr langen, stielähnlichen Fortsatz auslaufenden Panzer gekennzeichnet. Dieser Stiel ist an der Spitze verbreitert und quer

abgeschnitten und wechselt ein wenig sowohl an Länge als an Breite bei verschiedenen Tieren. Er ist aber niemals so kurz und breit wie

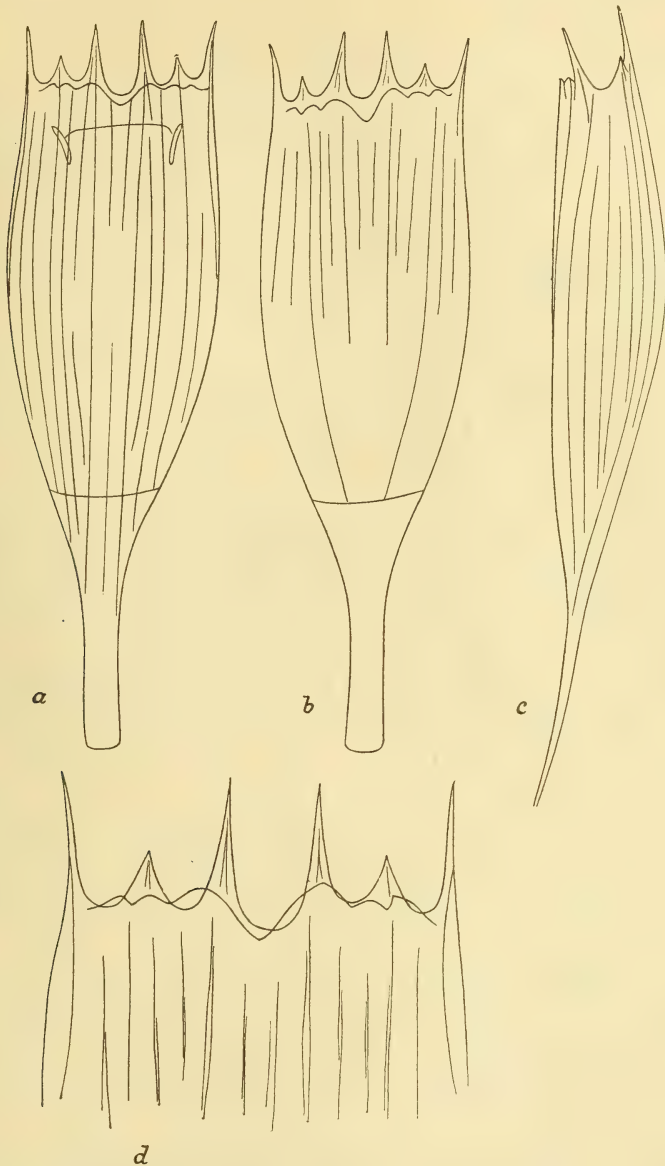


Fig. 65. *Notholca acuminata* (EHRBG.) var. *extensa* n. var. a von oben. b von unten. c von der Seite. d Vorderende stärker vergrößert.

bei der Hauptart. Die Dornen des Vorderrandes des Dorsalpanzers sind lang. Der Dorsalpanzer ist stark gestreift. Den Vorderrand des Ventralpanzers zeigen die Figuren.

Masse: Totallänge 310—325  $\mu$ , Breite 82—98  $\mu$ , mittlere Vorderdorne 31—34, Länge des Stieles vom Hinterrande des Bauchpanzers 100—110  $\mu$ , Breite 10—12  $\mu$ .

Selbst wenn man von dem langen Stiel absieht, ist sie also eine ungewöhnlich grosse Form.

Ein Vergleich zwischen *N. acuminata* var. *extensa* und *N. labis* var. *limnetica* LEVANDER (siehe OLOFSSON 1917, Fig. 14) bietet ein gewisses Interesse dar. Diese beiden Formen sind die betreffs der Länge des Stiels extremsten Varietäten ihrer Art. Wenn diese Arten, wie mehrere Autoren annehmen, nur Varietäten von *N. striata* wären, müsste man erwarten, dass diese langstieligen Formen einander sehr ähnlich wären. Dies ist aber keineswegs der Fall. Im Gegenteil ist der Unterschied zwischen ihnen sehr gross und leicht wahrzunehmen.

Bei *N. labis* var. *limnetica* ist der Stiel vom Panzer ziemlich scharf abgesetzt. Der Panzer ist breit und entbehrt deutliche Längsstreifen. Die Breite beträgt nahezu die Hälfte der Totallänge. Der Dorsalpanzer ragt seitlich vom Stiel hinten nicht über den Hinterrand des Ventralpanzers hervor.

Bei *N. acuminata* var. *extensa* geht dagegen der Stiel nach vorne allmählich in den Panzer über. Der Panzer ist sehr schmal und dorsal mit sehr deutlichen Streifen versehen. Die Breite beträgt etwa  $\frac{1}{4}$  der Totallänge. Der Dorsalpanzer setzt sich seitlich vom Stiel hinten weit ausserhalb des Hinterrandes des Ventralpanzers fort.

Die grossen Verschiedenheiten dieser in derselben Richtung extrem entwickelten Formen scheinen mir stark dafür zu sprechen, dass die Hauptarten wirklich verschiedene Arten und nicht nur Varietäten von *N. striata* sind.

Dass die mit Stiel versehenen *Notholca*-Formen in demselben Verhältnis zu *N. striata* stehen, wie die mit Endstachel versehenen *Anuraea cochlearis*-Formen zu dieser Art, hat man keinen Grund anzunehmen. Bemerkenswert ist, dass die arktischen *Notholca*-Arten am schärfsten von einander verschieden sind, und dass Zwischenformen fehlen. Da nach der üblichen Auffassung die Variation in den arktischen Gegenden schwach ist oder sogar fehlt, sollten, wenn ein solcher Zusammenhang vorhanden wäre, die arktischen Formen identisch oder nur wenig verschieden sein. Selbst wenn man berücksichtigt, dass typische Temporalvariation in arktischen Gegenden vorkommt, sollten jedoch, wenn ein solcher Zusammenhang vorhanden wäre, Zwischenformen zwischen den vorhandenen Extremen vorkommen, in Analogie mit den Verhältnissen bei *Anuraea aculeata* (S. 611 ff.).

*Notholca acuminata* var. *extensa* habe ich nur in der Strandlagune XII, wo das Wasser zeitweilig brackig bis salzig sein muss, gefunden. Möglicherweise ist sie mit einer von v. HOFSTEN (1912, S. 224) erwähnten, langstieligen *acuminata*-Form identisch, die von der skandinavischen



Westküste herstammt. v. HOFSTEN gibt aber keine Bilder oder Masse, die einen näheren Vergleich ermöglichen.

### 32. *Notholca foliacea* (EHRBG.).

Diese Art kommt in der Vegetation zahlreicher Gewässer und in einigen auch planktonisch gemein vor. Sie lebt sowohl in kleineren als grösseren Gewässern, fehlt aber in den kältesten.

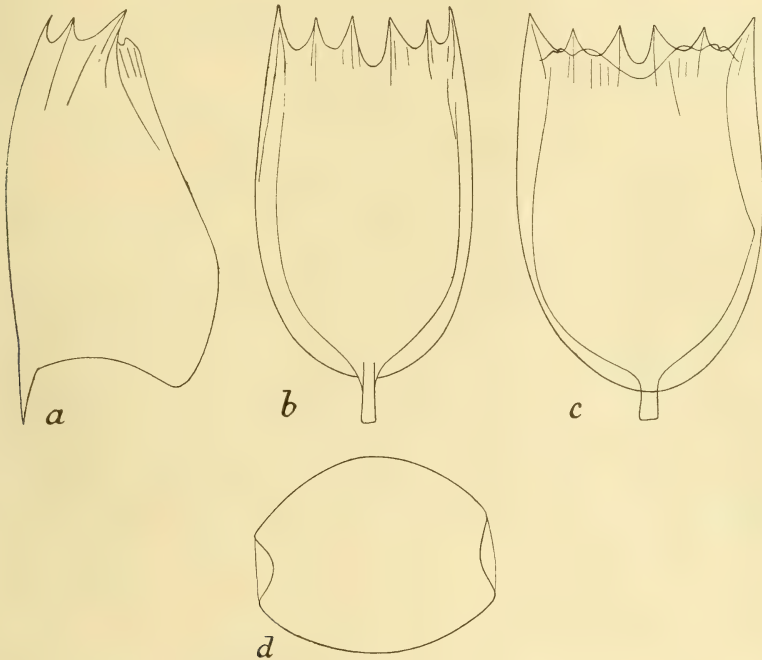


Fig. 66. *Notholca foliacea* (EHRBG.) var. *latistyla* n. var. a von der Seite, b von oben, c von unten, d von hinten.

Masse: Totallänge des Panzers 165—175  $\mu$ , Breite 65—70  $\mu$ , mittlere Vorderdornen 22—25  $\mu$ , Hinterdorn 10—12  $\mu$ .

*N. foliacea* ist zuvor in verschiedenen Teilen des nördlichen und mittleren Europas, in Grönland und Nordamerika gefunden worden.

### 33. *Notholca foliacea* (EHRBG.) var. *latistyla* n. var.

Fig. 66.

Diese sehr charakteristische Varietät ist vor allem dadurch gekennzeichnet, dass der Hinterdorn des Dorsalpanzers hinten verbreitert, dorsoventral abgeplattet und sehr dünn ist, und dadurch, dass der Ventralpanzer, von oben gesehen, sowohl ausserhalb der Seiten als des

Hinterrandes des Dorsalpanzers vorspringt. Die Seiten des Dorsalpanzers sind ferner nicht so stark ventral gebogen wie bei der Hauptart. Man kann daher, wenn das Tier sich in dorsoventraler Lage befindet, alle sechs Dornen des Vorderrandes in einer Fläche sehen, nicht wie bei der Hauptart nur die vier mittleren. Der Vorderrand des Ventralpanzers ist dadurch auch leichter wahrzunehmen. Weiter fehlt bei var. *latistyla* der stark markierte, mediane Kiel und die grubige Struktur am Vorderende des Dorsalpanzers, die bei der Hauptart so deutlich sind. Die Vorderranddornen sind plumper als bei der Hauptart. Der Hinterstachel ist länger. Wie bei der Hauptart ist der hintere Teil des Ventralpanzers flexibel. Von hinten gesehen, ist der Dorsalpanzer ziemlich stark, der Ventralpanzer schwach konvex.

Die Figuren zeigen das Aussehen der var. *latistyla* von verschiedenen Seiten. Sie zeigen auch, dass eine gewisse Variation vorkommt, u. a. in der Länge und der Breite des Hinterstachels.

Masse: Totallänge 125–130  $\mu$ , Breite 70–75  $\mu$ , Hinterstachel 12–18  $\mu$ , mittlere Vorderstacheln etwa 15  $\mu$ .

Sie ist also bedeutend kleiner als die Hauptart.

*N. foliacea* var. *latistyla* habe ich nur im Zufluss der Strandlagune XII gefunden, wo sie ziemlich gemein in der spärlichen Moosvegetation vorkam. Es scheint mir wahrscheinlich, dass sie eben eine Anpassung an fliessendes Wasser ist, und dass der dünne, abgeplattete Hinterstachel das Organ ist, mit welchem sie, wahrscheinlich durch Sekretausscheidung, sich an der Vegetation festhalten kann. Möglicherweise hängt ihre geringe Grösse auch mit einem Bedürfnis zusammen, dem Wasserstrom wenig Widerstand zu leisten.

### 34. *Anuræa aculeata* EHRBG.

Fig. 67, 68, 69.

Systematische Stellung. — Temporalvariation. — Fortpflanzungsverhältnisse. — Vorkommen und Verbreitung.

#### Systematische Stellung.

WEBER (1898) vereinigt unter dem Namen *Anuræa aculeata* eine grosse Anzahl Formen, die von verschiedenen Autoren aufgestellt worden sind. Ob dies völlig berechtigt ist [vgl. u. a. LIE-PETERSEN (1909) *A. serrulata*], will ich hier unerörtert lassen. Mit *A. aculeata* meine ich hier ausser der Hauptart, die ich im folgenden *A. aculeata typica* nenne, WEBERS drei Varietäten var. *valga* EHRBG., *brevispina* GOSSE und *curvi-*

*cornis* EHRBG. Von diesen teile ich ferner in Übereinstimmung mit KLAUSENER (1908 a) die var. *valga* in zwei Formen, f. *monospina* und f. *heterospina* und nenne meine *curvicornis*-Form f. *brehmi*. Meine Nomenklatur stimmt demnach vollständig mit der KLAUSENERS überein.

### Temporalvariation.

Ich rekapituliere hier zunächst kurz die Schlussfolgerungen betreffs des Auftretens von *Anuræa aculeata* auf den verschiedenen Lokalen, wo sie vorkommt, die ich bei der speziellen Behandlung der fraglichen Lokale gezogen habe. Die Gründe, auf die sich diese Schlussfolgerungen stützen, finden sich ebendort angegeben.

See I und Tümpel II d.  $9-10/7$  (S. 217—221).

Aus den überwinternden Dauereiern von *Anuræa aculeata* sind Formen hervorgegangen, die *A. curvicornis* f. *brehmi*, *A. valga* f. *monospina*, *A. valga* f. *heterospina* und *A. aculeata typica*<sup>1</sup> angehören. Von diesen sind die *A. curvicornis* f. *brehmi* angehörigen, d. h. diejenigen, welche gänzlich Hinterstacheln entbehren, am ältesten. So gut wie nur diese sind dazu gekommen, Eier zu bilden. Von den übrigen sind nur ca. 5% eiertragend, und zwar gehören diese *A. valga* f. *monospina* an. Die Eier sind Subitaneier. Nur Weibchen sind beobachtet worden.

Da alle diese Tiere aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangen sind (S. 219) und demnach alle der 1. Generation angehören, so ist ein Zusammenhang zwischen der Variation und der Reihenfolge der Generationen oder Würfe, d. h. eine Abhängigkeit der Variation von inneren, mit dem Generationszyklus gesetzmässig wechselnden Ursachen, in diesem Falle völlig ausgeschlossen (vgl. *Daphnia pulex* S. 403).

Da ferner die Ernährungsverhältnisse in diesem Jahre nicht auf die Organisation der Tiere haben einwirken können (S. 220—221) und eine Einwirkung der vorjährigen Ernährungsverhältnisse nicht den gesetzmässigen Verlauf der Variation erklärt (vgl. *Daphnia pulex*, S. 402), so muss auch ein Zusammenhang zwischen der Ernährung und der Variation in diesem Falle als ausgeschlossen betrachtet werden.

Der einzige Faktor, der befriedigend die hier vorhandenen Variationen erklären kann, ist in diesem Falle die Temperatur.<sup>2</sup> Die Tiere, die

<sup>1</sup> Nicht völlig typisch.

<sup>2</sup> Ich habe hier keine Rücksicht beispielsweise auf die chemischen Verhältnisse im Wasser, die Beleuchtung usw. genommen, aus Gründen, die ich bei der Behandlung von *Daphnia pulex* (S. 401) angebe.



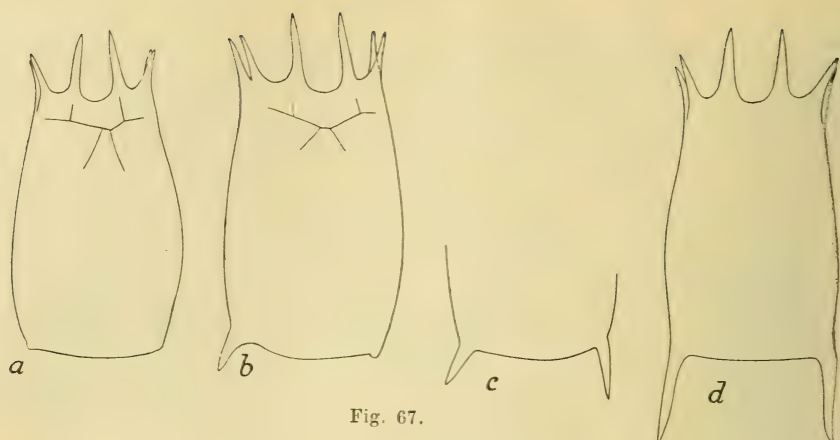


Fig. 67.

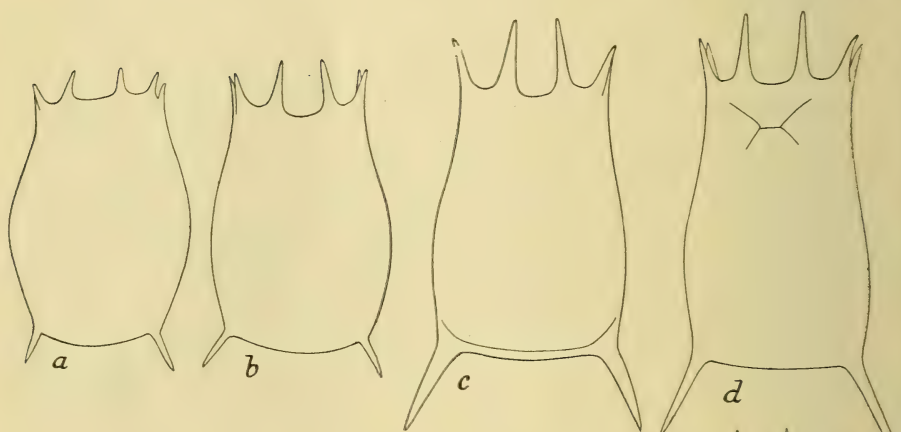


Fig. 68.

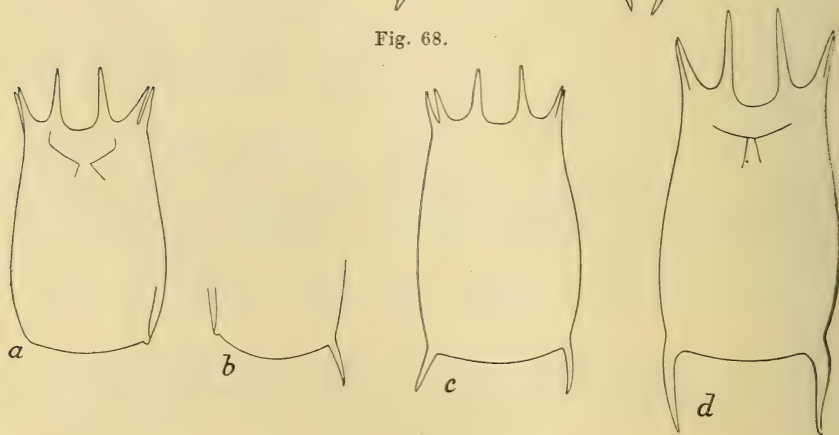


Fig. 69:

Fig. 67. *Anurea aculeata* EHREG. See I d.  $\frac{9}{7}$ .

Fig. 68. *Anurea aculeata* EHREG. Teich III d.  $\frac{15}{7}$  (a, b, c) und d.  $\frac{8}{5}$  (d).

Fig. 69. *Anurea aculeata* EHREG. Reliktsee d.  $\frac{12}{5}$  (a, b, c) und Kleinsee XXVIII d.  $\frac{16}{5}$  (d).

am frühesten aus den Eiern hervorgegangen sind, als die Temperatur am niedrigsten war, entbehren der Hinterstacheln und haben kurze Vorderstacheln, *A. curvicornis* f. *brehmi*. Als die Temperatur dann langsam stieg, kamen Formen zur Ausbildung mit einem, *A. valga* f. *monospina*, oder mit zwei verschieden langen Hinterstacheln, *A. valga* f. *heterospina*, deren Hinterstacheln auch länger waren, oder ganz vereinzelt mit zwei ungefähr gleich langen Hinterstacheln, *A. aculeata typica*.

Es will also hier scheinen, als wenn eine Steigerung der Temperatur die Wirkung gehabt hat, dass die aus den überwinternden Eiern hervorgegangenen stachellosen<sup>1</sup> Formen von aus demselben, gleichförmigen Material hervorgegangenen stacheltragenden Formen abgelöst werden.

Teich III d.  $15/7$  und  $8/8$  (S. 238—241).

Am  $15/7$  findet sich hier eine Serie Formen, deren Extreme einerseits aus mit zwei sehr kurzen Hinterstacheln versehenen *A. brevispina*, andererseits aus *A. aculeata typica* mit zwei langen, divergierenden Hinterstacheln bestehen. Auch die Vorderstacheln sind bei *A. brevispina* kürzer als bei *A. aculeata typica*. Zwischen diesen Formen finden sich alle Übergänge. Formen, angehörig den in See I und Tümpel II vorkommenden *A. curvicornis* f. *brehmi* und *A. valga*, fehlen gänzlich.

Sowohl *A. brevispina* als *A. aculeata typica* tragen gewöhnlich Subitaneier. Solche sind möglicherweise gewöhnlicher bei der ersteren.

Die hier vorkommenden Formen müssen wahrscheinlich als aus den überwinternden Dauereiern hervorgegangen angesehen werden und gehören demnach der 1. Generation an.<sup>2</sup> Die Schlussfolgerungen, die ich betreffs der Ursachen der Variation in See I und Tümpel II gezogen habe, gelten daher auch hier. Dass die kurzstachelige *brevispina*-Form am ältesten ist, wird dadurch bestätigt, dass

am  $8/8$

nur langstachelige Formen, der *A. aculeata typica* angehörig, vorhanden sind. Diese sind sehr gleichförmig und haben im Verhältnis zu denselben Formen am  $15/7$  im Durchschnitt etwas längere Stacheln. Ausserdem sind sie etwas grösser.

Nur wenige Tiere tragen Eier, von denen einige bedeutend kleiner als die Eier am  $15/7$  und wahrscheinlich ♂-Eier sind. Die übrigen sind Subitaneier. Dies beweist, dass die Zeit für die geschlechtliche Fortpflanzung und die Dauereibildung herannaht.

<sup>1</sup> Ich nehme, wenn ich diese Bezeichnung anwende, Rücksicht nur auf die Hinterstacheln.

<sup>2</sup> Es ist zwar möglich, dass mehr als eine Generation in diesem Falle vorkommt. Wie es sich auch hiermit verhalten möge, so zeigen doch die Verhältnisse am  $8/8$ , dass die Reihenfolge der verschiedenen *Anuraea*-Formen die angegebene ist.

Die Übereinstimmung zwischen dem Temperaturverlauf und dem Verlauf der Variation so, dass höherer Temperatur während der Entwicklungszeit langstacheligere Formen entsprechen, ist sehr augenfällig.

Dass die Ernährungsverhältnisse hierbei nicht ausschlaggebend sind, zeigt die Variation am  $15/7$ , weshalb es nicht gerechtfertigt sein kann, für die später vor sich gehende Variation sich auf diesen Faktor zu berufen. Dagegen dürfte die bedeutendere Grösse überhaupt am  $8/8$  auf die Rechnung der reichlicheren Ernährung zu setzen sein.

Der Variationsverlauf stimmt prinzipiell mit den Variationen überein, die wir in See I und Tümpel II gesehen haben. Der Unterschied besteht darin, dass in See I und Tümpel II aus den überwinterten Eiern zuerst *A. curvicornis* f. *brehmi* und dann *A. valga* f. *monospina* und f. *heterospina* hervorgehen. In Teich III gehen aus den überwinterten Eiern zuerst *A. brevispina* und dann *A. aculeata typica* hervor, welche letztere später allein herrschend wird.

Beruheten die Verschiedenheiten lediglich auf Quantitätsdifferenzen bei den äusseren Verhältnissen, so sollte man erwarten, dass die Variationen in beiden Fällen sich innerhalb derselben Formenserie bewegten. Dass sie dies dem Anschein nach nicht tun, könnte möglicherweise als ein Hinweis darauf angesehen werden, dass wir es mit zwei verschiedenen Lokalrassen zu tun haben, deren Zyklomorphose, obwohl prinzipiell gleichartig, in verschiedenen Formenserien verläuft. Dass diese Verschiedenheit indessen nur eine scheinbare sein dürfte, und dass diese sämtlichen Formen einer und derselben Formenserie angehören können, werde ich weiter unten zu zeigen versuchen.

Hier will ich nochmals betonen, dass diese beiden Formenserien mit stachellosen oder kurzstacheligen Formen beginnen, die aus den Dauereiern hervorgegangen sind, und dass die stacheltragenden bzw. langstacheligen Formen teils, was ein und dieselbe Generation betrifft, zeitlich auf diese folgen, teils innerhalb des Generationszyklus sich in späteren, von diesen her stammenden Generationen wiederfinden.

Kleinsee XXVIII d.  $16/8$  (S. 368).

Nur *A. aculeata typica* angehörige Tiere sind vorhanden. Sie zeichnen sich im Verhältnis zu dieser Form in Teich III durch die nicht divergierenden, schwach gebogenen Hinterstacheln (Fig. 69 d) aus. Einige Exemplare tragen Subitaneier.

Die Zeit und die Verhältnisse in dem Gewässer im übrigen zeigen, dass diese Tiere einer Zwischengeneration angehören müssen. Sie erlauben an und für sich keine bestimmten Schlussfolgerungen betreffs des Entwicklungsverlaufs, widersprechen aber andererseits nicht einer ähnlichen Entwicklung wie in Teich III.



Reliktsee d.  $12-13/8$  (S. 364—365).

Hier finden sich nur stachellose und kurzstachelige Formen, die im Verhältnis zu den Tieren auf den übrigen Lokalen ungewöhnlich klein sind. Sie gehören *A. curvicornis* f. *brehmi*, *A. valga* f. *monospina* und f. *heterospina* sowie *A. brevispina* an. Eier sind nicht beobachtet worden.

Die Entwicklung nähert sich im Reliktsee ihrem Abschluss, was alle übrigen, dort vorkommenden Tierarten zeigen (S. 369). Die *Anuræa*-Formen, die sich hier finden, müssen also den Abschluss des Generationszyklus darstellen. Aus welchen Formen dieser während des früheren Teils der Vegetationsperiode bestanden hat, lässt sich nicht bestimmt entscheiden. Es dürfte jedoch aus Vergleichen mit den übrigen Lokalen die Vermutung erlaubt sein, dass diese früheren Formen relativ langstachelig gewesen sind, beispielsweise solche, wie sie sich jetzt in Kleinsee XVIII finden, der ein früheres Stadium repräsentiert, im übrigen aber bezüglich der Zusammensetzung der Fauna und der Naturverhältnisse dem Reliktsee ähnelt. Das Ende des Generationszyklus wäre also durch einen Rückgang zu den kurzstacheligen und stachellosen Formen, die den Ausgangspunkt des Generationszyklus bildeten, charakterisiert.

Andererseits wäre ein Übergang von *A. curvicornis* f. *brehmi* und den *A. valga*-Formen zu *A. brevispina* und *A. aculeata typica* möglich, da alle diese, allerdings mit Ausnahme der letzteren, hier vorhanden sind.<sup>1</sup> Dass ein Übergang von *A. brevispina* zu *A. aculeata typica* möglich ist, wissen wir nämlich von Teich III her.

In Übereinstimmung hiermit würden ferner die *Anuræa*-Formen in See I und Tümpel II einerseits, Teich III andererseits nicht verschiedene Lokalrassen repräsentieren. Dass die extremeren *curvicornis*- und *valga*-Formen in Teich III fehlen, würde da ganz einfach darauf beruhen, dass die Entwicklung unter weniger extremen äusseren Verhältnissen begonnen hat, weshalb diese Formen nur übersprungen worden sind, obwohl sie, wenn die Verhältnisse andere gewesen wären, sehr wohl in die Formenserie hätten eingehen können. Ich komme auf diese Frage weiter unten zurück.

Schliesslich will ich betonen, dass der Rückgang zu kurzstacheligen und stachellosen Formen am Ende des Generationszyklus und der Vegetationsperiode für die Richtigkeit des Zusammenhangs zwischen Temperatur und Form, den ich oben nachzuweisen versucht habe, spricht.

Ein Rückgang zu kurzstacheligen Formen am Ende des Generationszyklus findet möglicherweise nicht in allen Fällen statt. In Teich III d.  $8/8$  tragen nämlich langstachelige *A. aculeata typica*-Exemplare ♂-Eier, was darauf hindeutet, dass sie die letzte Generation für das Jahr bilden. Die Ursache hiervon ist leicht zu verstehen, wenn man einen solchen Zusammenhang zwischen Temperaturverlauf und Variation annimmt, wie

<sup>1</sup> Dass *A. aculeata typica* und die *curvicornis*- und *valga*-Formen in derselben Formenserie auftreten können, zeigen die Verhältnisse in See I.

ich ihn oben als vorhanden zu erweisen versucht habe. Wird nämlich der Generationszyklus aus dem einen oder anderen Grunde abgeschlossen, bevor die Temperatur eine Zeitlang sinkend gewesen ist, so können, rein theoretisch gesehen, keine kurzstacheligen Formen am Ende desselben auftreten.

Fassen wir das Obige zusammen, so erhalten wir folgendes Bild von der Zyklomorphose von *Anuraea aculeata* auf Spitzbergen.

Aus den überwinternden Dauereiern gehen am Anfang der Vegetationsperiode in den grösseren und kälteren Gewässern zuerst stachellose *A. curvicornis* f. *brehmi* und darauf kurzstachelige *A. valga* f. *monospina* und f. *heterospina* hervor. In den kleineren, rascher erwärmten Gewässern gehen aus den Dauereiern zuerst kurzstachelige *A. brevispina* und darauf langstachelige *A. aculeata typica* hervor. Diese werden im weiteren Verlaufe von einer oder mehreren späteren Generationen abgelöst, die aus langstacheligeren Formen, wahrscheinlich *A. aculeata typica*<sup>1</sup> angehörig, bestehen, welche ihrerseits gegen das Ende der Vegetationsperiode und des Generationszyklus entweder von den kurzstacheligen und stachellosen Formen, die den Anfang des Generationszyklus charakterisierten, abgelöst werden oder selbst den Abschluss desselben bilden.

Das Auftreten der verschiedenen Formen in der Formenserie steht nicht in Zusammenhang mit der Reihenfolge und Anzahl der verschiedenen Generationen oder Würfe. Es ist m. a. W. nicht abhängig von "inneren, in gesetzmässigem Rhythmus sich äussernden Faktoren". Es ist auch nicht, wenigstens nicht im Anfang der Vegetationsperiode, abhängig von den Ernährungsverhältnissen, weshalb man zu der Annahme berechtigt ist, dass dieser Faktor auch später keine Rolle spielt.

Dagegen stimmt das Auftreten der verschiedenen Formen mit dem Temperaturverlauf in der Weise überein, dass, wenn die Temperatur während der Entwicklung der Eier niedrig ist, stachellose und kurzstachelige Formen geboren werden, wenn die Temperatur höher ist, dagegen langstacheligere. Man dürfte daher in diesem Falle den Wechsel der Temperatur als Ursache der Temporalvariation anzusehen haben.

Was dagegen die Bedeutung der Temporalvariationen vom Gesichtspunkt der Anpassung und Auslese aus, einschliesslich ihrer historischen Entstehung, betrifft, so erscheint es mir wenig lohnend, bei dem gegen-

<sup>1</sup> Es ist jedoch keineswegs ausgeschlossen, dass diese langstacheligen Formen in gewissen Gewässern *A. valga* und nicht *A. aculeata typica* angehören, obwohl das Vorkommen sowohl von *A. valga* als von *A. brevispina*, welche letztere erwiesenermassen in *A. aculeata typica* übergehen kann, im Reliktsee gegen eine solche Annahme spricht (siehe ferner oben S. 365 und unten).



wärtigen Stande der Frage diese Sache zu diskutieren. Es scheint mir jedoch, als wenn die WESENBERG-LUND—OSTWALD'sche Theorie (vgl. oben *Daphnia pulex* S. 409 ff.) sich am besten mit den hier vorliegenden Verhältnissen verträge.

Ich habe mich indessen hier nur darüber äussern wollen, was jetzt direkt die Temporalvariationen auslöst.

Wie stimmt nun dieser Verlauf mit der üblichen Auffassung von den Temporalvariationen von *Anuræa aculeata* und deren Ursachen überein?

Bei der Beantwortung dieser Frage will ich zunächst auf die Arbeit eingehen, die am ausführlichsten dieses Problem behandelt, nämlich KRÄTSCHMARS Arbeit (1908): "Über den Polymorphismus von *Anuræa aculeata* EHRBG. (Variationsstatistische und experimentelle Untersuchung)".

KRÄTSCHMAR fasst seine Ergebnisse folgendermassen (S. 665) zusammen: "Es lässt sich mit Sicherheit erkennen, dass das Leben der Spezies *Anuræa* während eines Jahreslaufes gewissermassen von zwei einander parallelen zyklischen Erscheinungen beherrscht wird: der allgemein verbreitete sexuelle Zyklus — — — wird, — — — während seines parthenogenetischen Teiles in grösseren Seen bei *Anuræa aculeata* und zwar gleichzeitig an denselben Tieren, von einer viel augenfälligeren morphologischen gesetzmässigen Reihenfolge begleitet, einer Reduktionsreihe oder einem Formenkreis, um mit LAUTERBORN zu reden."

KRÄTSCHMARS schematische Figur (Fig. 20) zeigt diese Reduktionsreihe, die mit aus den Dauereiern hervorgegangenen langstacheligen *A. aculeata typica* mit Subitaneiern beginnt, über die subitaneibildenden *A. aculeata*, *A. brevispina* und *A. valga* hin weitergeht und mit den ♂-eibildenden *A. curvicornis*, Männchen, Amphigonie und Dauereibildung abschliesst.

Auf S. 633 heisst es weiter unter "Negatives Ergebnis": "Es besteht darin, dass wir mit Sicherheit erkannt haben, dass die Gleichartigkeit der in der Natur wie in Experimenten vorgefundenen Reduktion unwidersprechlich darauf verweist, dass keine äusseren Faktoren, weder Temperaturunterschiede und die damit verbundene Viskosität des Wassers, noch Ernährungs- und Lichtverhältnisse, auf die Gestalt der Anuræen bestimmend einwirken können".

Diese interessanten und bedeutsamen Resultate werden indessen durch Experimente und Beobachtungen gestützt, deren Deutung bezüglich ihrer Richtigkeit in Zweifel gezogen werden kann. Ich will hier KRÄTSCHMARS Darstellung einer kurzen Kritik unterziehen.

Zunächst hat KRÄTSCHMAR in keinem Falle beobachtet, welche Formen aus den Dauereiern hervorgehen. Seine Experimente liefern also keine Stütze für seine Ansicht, dass langstachelige *A. aculeata typica* aus denselben hervorgehen. Sie wird dagegen gestützt durch eine Tabelle über das Vorkommen von lang- und kurzstacheligen *Anuræa*-Formen und die Dauereibildung im Lunzer Obersee 1905–1908. Gegen diese Tabelle



ist jedoch einzuwenden, dass sie nicht die Intensität der Subitaneibildung oder die Variation der äusseren Verhältnisse angibt, weshalb die eventuelle Einwirkung dieser Faktoren nicht mit Hilfe der Tabelle beurteilt werden kann. Betont sei jedoch, dass die Zeit vor und während der beginnenden Dominanz der langstacheligen Formen (Juli–August 1906, August–September 1907) auch die wärmste Zeit ist, weshalb man, da man weder weiss, wie lange Zeit bis zur Entwicklung der Dauereier (oder der Eier im übrigen) verstreicht, noch wieviel Generationen innerhalb einer bestimmten Zeit einander ablösen, ebensowohl sagen könnte, die Tabelle spreche dafür, dass langstachelige Formen erzeugt werden, wenn die Eientwicklung unter hoher Temperatur vor sich geht.

Dass KRÄTSMARS Auffassung hierbei richtig sein kann, geht indessen aus DIEFFENBACHS (1911) Beobachtungen (S. 21) hervor: "Aus den Dauereiern schlüpfen, wie ich in meinen Kulturen stets beobachten konnte, grosse robuste Formen aus, deren Vorder- und Hinterdornen oft eine recht beträchtliche Länge aufweisen."

Gegen KRÄTSMARS Experimente hat DIEFFENBACH (1911) den Einwand erhoben, dass die Nahrung, die KRÄTSMAR anwandte, nicht geeignet sein dürfte, und dass daher seine Resultate "seinen Grund in der ungünstigen Ernährungsweise seiner Versuchstiere haben können, vielleicht noch mehr darin, dass sich die Seeanuræen doch eben anders verhalten wie die Teichanuræen" (S. 21).

Meines Erachtens lässt sich gegen KRÄTSMARS Versuche noch ein anderer Einwand vorbringen, dass man nämlich in keinem Falle weiss, welchem Teil des Generationszyklus seine Versuchstiere angehören. Gehören sie dem Anfang des Generationszyklus an, so dürften die langstacheligen Formen nicht unmittelbar in kurzstachelige übergehen, was doch stets in den Kulturen der Fall gewesen ist, wenn man von KRÄTSMARS Generation b als der 1. Versuchsgeneration ausgeht. KRÄTSMAR hat nämlich selbst richtig hervorgehoben, dass diese Generation unter dem Einfluss des Milieus am Fangplatze steht, und dass erst ihre Brut, Generation c, als ausschliesslich von den Kulturverhältnissen abhängig angesehen werden kann. Dass, wie es jetzt der Fall ist, langstachelige Formen unabhängig von ihrer Stelle im Generationszyklus, sobald sie in die Kulturen hineinkommen, kurzstachelige Formen hervorbringen, scheint mir mit Bestimmtheit dafür zu sprechen, dass diese Reduktion direkt durch die Kulturverhältnisse hervorgerufen wird und nicht ausschliesslich durch einen inneren, erblich fixierten Rhythmus bedingt ist.

Mit Rücksicht auf DIEFFENBACHS Bemerkung über die Ungeeignetheit der Nahrung, die sicherlich ungünstigen und jedenfalls ungewöhnlichen Verhältnisse in den kleinen Versuchsgefässen und den unvermittelten Übergang in diese erachte ich es für wahrscheinlich, dass die Gesamteinwirkung dieser Faktoren z. B. in Form herabgesetzter Assimilationsintensität (WOLTERECK) über die übrigen Faktoren (die Ernährung

an und für sich, Temperatur, Beleuchtung, Viskosität) dominiert und allein die Reduktion, die die Versuche zeigen, verursacht hat. Damit ist jedoch nicht bewiesen, dass diese anderen Faktoren unter normalen Verhältnissen nicht einwirken können.

Dem sei nun indessen, wie ihm wolle. Meine Untersuchungen haben jedenfalls gezeigt, dass eine solche Reduktionsreihe, mit aus den Dauereiern hervorgehenden langstacheligen Formen und ihrer sukzessiven Ersetzung durch kurzstachelige und stachellose, in einigen Fällen nicht vorkommt. Auch wenn KRÄTSMARS Resultate an und für sich einwandfrei wären, besäßen sie mithin doch keine Allgemeingiltigkeit (siehe weiter unten: KLAUSENER, LIST). Auf eine solche erhebt auch KRÄTSMARS nur für grössere Seen Anspruch.

WESENBERG-LUNDS (1908, S. 76) Angabe, dass *A. aculeata* in den von ihm untersuchten grösseren dänischen Seen nicht variiert, zeigt jedoch, dass eine solche Reduktionsreihe nicht einmal in grösseren Seen stets vorhanden ist. Eben dies zeigen auch SELIGOS (siehe unten) Angaben von dem Stuhmer See.

Von grossem Interesse ist KRÄTSMARS "Fig. 14, Reduktionsreihe aus Zimmertemperatur, zu Versuch Nr. 21", die unzweideutig zeigt, dass ein Übergang von *A. aculeata typica* sowohl zu *A. valga* als zu *A. brevispina* möglich ist. Diese Formen können m. a. W. einer und derselben Formenserie angehören, was ich bereits oben aus anderen Gründen vermutet habe (S. 615).

KLAUSENER (1908 a) hat im Blutsee Stätzerhorn (2,200 m) Verhältnisse konstatiert, die vollständig mit meinen eigenen Resultaten aus Spitzbergen übereinstimmen. Er schreibt (S. 400): "Neben f. *Brehmi* traten zuerst vereinzelt einige Individuen auf von f. *monospina*. Letztere nehmen an Zahl rasch und intensiv zu, während f. *Brehmi* verschwindet. Nach und nach rückt auch f. *heterospina* an. Alle drei Formen zeigen stets parthenogenetische Vermehrung. In der ersten Zeit ist das gegenseitige Verhältnis der beiden *valga*-Varietäten wie 3 : 2, zugunsten von f. *monospina*. Ende August aber ist die eindornige Form nur schwer nachzuweisen, während die heterospine häufig. Dieses Verhältnis dauert lange an, bis Anfang Oktober die monospine Form im Verhältnis 3 : 2 dominiert. F. *Brehmi* aber tritt nicht wieder auf, sondern Dauereibildung schliesst den Zyklus. Ich beobachtete allerdings im Blutsee Stätzerhorn Ende Oktober nach der Dauereibildung wieder f. *Brehmi*, ihr Erscheinen aber ist auf meteorologische Faktoren zurückzuführen."

Die Übereinstimmung mit meinen Spitzbergener Befunden ist offensichtlich und bedarf keines weiteren Kommentars.

Dasselbe ist der Fall bei dem Pascumin-Tümpel (2,000 m), von dem KLAUSENER (S. 399) sagt: "Das Verhältnis dieser *Anuræa* lässt sich so ganz gut mit der WESENBERG-OSTWALD'schen Theorie in Einklang brin-



gen“. Hier handelt es sich jedoch um eine Formenserie *A. brevispina*—*A. aculeata typica*—*A. brevispina* (vgl. Teich III oben S. 613).

Im Raschilsee (2,230 m) zeigt sich dagegen überhaupt keine Temporalvariation. Auf Grund seiner eigenen Beobachtungen und unter Berufung u. a. auf ZSCHOKKES Fund von *A. aculeata* (nicht aber *A. valga*) in alpinen Gewässern, BREHMS Angaben über das Vorkommen von *A. aculeata* in tieferen Wasserschichten und alpinen Seen (glazialer Charakter nach BREHM) und CHANCEY-JUDAYS Konstatierung des zahlreicheren Vorkommens von *A. aculeata* nach dem Boden zu im Vinona-Lake spricht KLAUSENER (S. 403) folgendes als seine Ansicht aus: „So drängt es mich denn zur Ansicht, in *Anuræa aculeata* und *Anuræa valga* zwei biologisch verschiedene Formen derselben Ausgangsform zu sehen. Beide gingen aus *Anuræa curvicornis* incl. f. *Brehmi* hervor, unter verschiedenen physikalischen Bedingungen nahmen sie ungleiche Gestalt an. Aus der kälte liebenden Form *Anuræa curvicornis* f. *Brehmi* geht in überhitzten, starken Temperaturschwankungen ausgesetzten Tümpeln *Anuræa valga* f. *monospina* und f. *heterospina* hervor, in tiefer temperierten Gewässer entwickelte sich *Anuræa aculeata*.“

KRÄTSMARS Versuche (siehe oben) gleichwie meine Untersuchungen zeigen indessen, dass *A. valga* in dieselbe Formenserie wie *A. aculeata typica* eingeht oder eingehen kann, weshalb KLAUSENERS Annahme, dass diese biologisch verschiedene, an bestimmte Gewässer gebundene Formen darstellen, nicht aufrechtzuerhalten ist.

Dies geht auch aus WESENBERG-LUNDS (1904) Untersuchungen hervor, nach welchen sowohl *A. brevispina* als auch *A. valga* und *A. aculeata* in denselben Generationszyklus eingehen (S. 148). Von diesen folgt *A. brevispina* auf *A. aculeata* im Vorsommer. *A. valga* trägt in der Regel die Dauereier. *A. aculeata* ist Winterform, die übrigen sind Sommerformen. Da nach WESENBERG-LUND eine Sexualperiode im April—Mai eintrifft, so zeigt dies, dass wenigstens im Frühling *A. aculeata typica* nicht aus den Dauereiern hervorgeht. Dies gilt jedoch nur von Teichen und Kleinseen.

In grösseren Seen ist nur *A. aculeata typica* beobachtet worden (1908, S. 76). WESENBERG-LUND weist jedoch darauf hin, dass BREHM und ZEDERBAUER (1906) *A. curvicornis* in dem grossen Finsterthalersee gefunden haben.

Auch LIST (1912) hat Verhältnisse konstatiert, die den oben angegebenen Ansichten sowohl KRÄTSMARS als KLAUSENERS bezüglich des Verhältnisses der verschiedenen Formen zu den Gewässern, die sie bewohnen, widersprechen. LIST fasst seine Resultate folgendermassen zusammen: „Die Bildung der Dauereier erfolgt im Frühjahr und Herbst, und zwar tragen gerade solche Individuen Dauereier, die mit sehr langen und kräftigen hinteren Dornen ausgestattet sind. Die Länge der hinteren Dornen variiert nur in bescheidenen Grenzen. Die Behauptung



KRÄTSCHMARS S. 659 'alle seichten Tümpel und Teiche charakterisieren sich gerade dadurch, dass sie immer kurzstachelige Formen aufweisen' ist keineswegs gültig. Der Formenkreis, der mit *Anuræa aculeata typica* beginnt und mit *Anuræa aculeata curvicornis* endigt, fehlt in den oben erwähnten Teichen."

LISTS Beobachtungen sind auch interessant von dem Gesichtspunkt aus, dass sie im Gegensatz zu KRÄTSCHMAR u. a. konstatieren, dass gerade die langstacheligen Formen Dauereier tragen, d. h. den Generationszyklus abschliessen.

LAKOWITZ (1900) hat im Gegensatz zu KRÄTSCHMAR gefunden, dass die Winterformen kurzstacheliger sind als die Sommerformen. Er sagt hierüber: "Neu scheint Vortragendem die Gestaltveränderung an *Anuræa aculeata* zu sein, deren Stacheln im Winter auffallend kurz waren, zugleich waren die Stirnstacheln plumper als zur Sommerzeit. Normale Formen kommen dazwischen aber doch nur spärlich vor." LAKOWITZ' Angaben betreffen den Klostersee bei Karthaus Wpr.

SELIGO (1900) hat im Stuhmer See gefunden, dass *A. aculeata* mit kurzen Stacheln "im Anfang des Wiederauftretens" vorhanden war.

Dagegen sagt VOIGT (1904, S. 188): "Während der Wintermonate treten kräftige Tiere mit langen Hinterdornen auf, denen sich im Frühjahr die Varietät *divergens* mit sehr langen, gespreizten Enddornen zugesellt. Die in den Sommermonaten auftretenden Exemplare sind klein und besitzen kürzere Hinterdornen."

DIEFFENBACH (1911) fasst die Resultate seiner Untersuchungen über die hierhergehörigen Probleme in folgendem Satz zusammen: "Für die Zyklomorphose ist einzig und allein die schwankende Ernährung verantwortlich zu machen" (S. 22).

Dies widerstreitet jedoch den, allerdings nicht einwandfreien, Resultaten KRÄTSCHMARS und lässt sich, wie ich oben gezeigt habe, nicht mit einer bereits bei der 1., aus den Dauereiern hervorgegangenen Generation auftretenden Temporalvariation in Einklang bringen. DIEFFENBACHS Resultate haben also nicht die Allgemeingiltigkeit, die er ihnen zuschreibt.

Eine andere Theorie ist von LANGHANS (1907) aufgestellt worden. Er stellt die Variationen in Zusammenhang mit der Schwimmbewegung und sagt, dass die Schraubenbewegung derselben, damit der Widerstand nicht zu gross werde, einen asymmetrischen Bau dadurch bedinge, dass, je kürzer der linke Hinterstachel sei, dieser einen um geringeren Widerstand der Bewegung entgegensetze. Bei eintretendem Bedürfnis eines grösseren Schwebevermögens werde dieser Unterschied zwischen den Stacheln verschärft. Die Asymmetrie muss sich also besser in warmen als in kalten Gegenden und besser während der wärmeren als während der kälteren Jahreszeit entwickelt finden.

Diese Theorie LANGHANS' ist jedoch nicht stichhaltig. So hat KLAU-

SENER (1908) nachgewiesen, dass nicht nur der linke, sondern auch der rechte Hinterstachel kürzer sein kann. Dasselbe konstatiert VOIGT (1904, S. 118). Dass die Theorie nicht aufrechtzuerhalten ist, geht übrigens ohne weiteres daraus hervor, dass die unsymmetrischen *Anuræa*-Formen in einer sehr grossen Anzahl von Fällen, wo Temporalvariationen gewöhnlich sind, überhaupt nicht auftreten, und dass diese unsymmetrischen Formen mindestens ebenso gewöhnlich in kalten Gegenden (Spitzbergen z. B.) wie in warmen vorkommen.

Die oben angeführten Beispiele dürften genügen, um zu zeigen, wie zahlreiche, einander widersprechende Ansichten bereits bezüglich des Verlaufes und der Ursachen der Temporalvariationen bei *Anuræa aculeata* vorliegen. Es herrscht wohl kein Zweifel darüber, dass die meisten der Beobachtungen, auf die diese Ansichten sich stützen, richtig sind. Die aus den Beobachtungen gezogenen Schlussfolgerungen brauchen es dagegen nicht immer zu sein.

Soviel steht indessen fest, dass keine der bisher gelieferten Darstellungen von dem Verlaufe des Generationszyklus oder den Ursachen der Temporalvariationen Anspruch auf Allgemeingiltigkeit erheben kann. Es will in der Tat scheinen, als wenn es an derartigen allen gemeinsamen Zügen und gemeinsamen Ursachen fehlte, als wenn eine Menge verschiedener Biotypen mit verschiedenen Reaktionsnormen die systematisch einheitliche *Anuræa aculeata*, einschliesslich der *curvicornis*-, *valga*- und *brevispina*-Formen, konstituierten. Ein Teil dieser Biotypen zeigt auffällige Übereinstimmungen, z. B. KLAUSENERS und meine, andere sind dagegen durch einander entgegengesetzte Züge ausgezeichnet, z. B. einerseits die eben genannten, andererseits die DIEFFENBACHS und möglicherweise die KRÄTSCHMARS. Variation kann vorkommen oder fehlen. Innere Ursachen, Ernährungs- und Temperaturverhältnisse können mit gleicher Berechtigung als die Ursachen der Variationen in Frage kommen.

Im Hinblick hierauf scheint es mir wenig angebracht, die Vergleiche auf andere Formen (z. B. *Anuræa cochlearis*) oder andere Gruppen (z. B. die Cladoceren) auszudehnen, oder den Versuch zu machen, eine neue Theorie zu konstruieren. Derartigen Theorien muss die Herbeischaffung neuer Tatsachen vorausgehen. Mein obiger Beitrag zur Beleuchtung der Fragen hat seinen grössten Wert in diesem Sinne.

Die Temporalvariationen bei *Anuræa aculeata* auf Spitzbergen, über die ich oben berichtet habe, bieten aus einem anderen Gesichtspunkte ein recht grosses Interesse dar. Gleichwie die bei *Daphnia pulex* liefern sie nämlich ein Beispiel dafür, dass deutliche und typische Temporalvariationen in arktischen Gegenden vorkommen. *Anuræa aculeata* bestätigt somit meine obige (*Daphnia pulex*, S. 417) Schlussfolgerung, dass man nicht, wie WESENBERG-LUND (1908) es getan, generell die Entstehung der Temporalvariationen mit einer nach der Eiszeit eingetretenen recht bedeutenden Temperatursteigerung in Zusammenhang bringen kann.

## Fortpflanzungsverhältnisse.

Bei der obigen Schilderung der Temporalvariationen sind zugleich die Hauptzüge der Fortpflanzungsverhältnisse von *A. aculeata* auf Spitzbergen zur Darstellung gekommen. Beobachtungen über die Dauereibildung, die den Generationszyklus abschliessen muss, finden sich jedoch nicht. Dagegen habe ich Bildung von ♂-Eiern konstatiert.

Der Verlauf ist in Kürze folgender.

Aus den überwinternden Eiern geht um den 1. Juli herum eine 1. Generation hervor, die Subitaneier erzeugt. Diese entwickelt sich sofort zu einer neuen Generation, die wahrscheinlich ihrerseits aufs neue Subitaneier bildet. Wieviele Generationen auf diese Weise während der Vegetationsperiode einander ablösen, zeigen meine Untersuchungen nicht. Gegen das Ende des Generationszyklus werden ♂-Eier gebildet, wonach sicherlich geschlechtliche Fortpflanzung und Dauereibildung stattfinden. Nur die Dauereier überwintern.

Wieviele Würfe Eier jede Generation bildet, lässt sich nicht entscheiden. Wahrscheinlich ist die Anzahl Eiwürfe jedoch gering, worauf der Umstand hindeutet, dass die 1. Generation schon am  $\frac{8}{8}$  in Teich III tot ist.

Die Bildung der verschiedenen Eiarten ist nicht an bestimmte morphologische Typen gebunden. So sehen wir sowohl *A. curvicornis* f. *brehmi* als *A. valga* und *A. aculeata typica* Subitaneier tragen. In Teich III d.  $\frac{8}{8}$  trägt *A. aculeata typica* ♂-Eier, während im Reliktsee d.  $\frac{13}{8}$  nur kurzstachelige Formen am Ende der Vegetationsperiode vorkommen und die ♂-Eibildung demnach dort auf solche beschränkt sein muss.

*Anuræa aculeata* ist also auf Spitzbergen monozyklisch. Sie pflanzt sich durch Subitaneibildung während einer wahrscheinlich geringen Anzahl von Generationen fort und geht gegen das Ende der Vegetationsperiode dazu über, ♂-Eier und überwinternde Dauereier zu bilden.

Nachstehend will ich zum Vergleich einige Beispiele von den Fortpflanzungsverhältnissen von *A. aculeata* in anderen Gegenden anführen.

WESENBERG-LUND (1904) hat gefunden, dass die Art in Teichen in Dänemark entweder monozyklisch mit Sexualperiode im April—Mai oder dizyklisch mit einer zweiten Sexualperiode im Oktober ist. In grösseren Seen sind Dauereier nicht beobachtet. Die Art ist perennierend.

DIEFFENBACH (1911) konstatierte in Teichen in Mitteleuropa ähnliche Verhältnisse. Die Art ist "dizyklisch, perennierend. Im Winter nur spärlich vertreten. Zwei mit Maxima verbundene Geschlechtsperioden, Mai—Juni und August bis Oktober."



Auch LIST (1912) hat seine Teichrassen dizyklisch mit Dauereibildung im Frühjahr und Herbst gefunden.

VOIGT (1904) gibt an, dass die Art in der Gegend von Plön Dauereier im März - Mai, Mai, Mai—Juni und Juni in verschiedenen Seen hat. Sie scheint also hier monozyklisch zu sein.

KRÄTSCHMARS (1908) Tabellen über *A. aculeata* im Lunzer Obersee zeigen Sexualperioden im Juli—August, beziehen sich also auf eine monozyklische Seerasse. Auch hier ist sie perennierend.

Für hochgelegene Alpenseen finden sich keine Angaben darüber, ob die Art perennierend ist, sowie über die Anzahl Sexualperioden. In "Blutseen der Hochalpen" scheint sie jedoch. KLAUSENERS Angaben nach zu urteilen, monozyklisch zu sein mit Dauereibildung im Herbst.

### Vorkommen und Verbreitung.

*Anuraea aculeata* kommt auf Spitzbergen nur in einer geringen Anzahl der von mir untersuchten Gewässer vor. Unter diesen scheint sie keinen gewissen Typus zu bevorzugen, sondern findet sich sowohl in grösseren und tieferen, seeartigen Teichen und Seen als in kleinen, sterilen Kleinseen und seichten Tümpeln. In Brackwasser kommt sie nicht vor.

Sie ist eine reine Planktonart.

Was ihre Verbreitung in anderen arktischen Gegenden betrifft, so ist sie aus Grönland (VANHÖFFER 1897), von der Murmanküste und Norwegisch-Finmarken (OLOFSSON 1917), der Insel Kolgufew (SKORIKOW 1904) und den nordschwedischen Hochgebirgen (CLEVE 1899) bekannt.

Sie kommt im übrigen sowohl in Europa und Nordamerika als in Afrika (v. DADAY 1907) und auf Java (WEBER 1906), sowohl auf dem Tieflande als auch in den Hochgebirgen, in Seen, Teichen und Tümpeln vor. WIERZEJSKI (1893), VOIGT, KRÄTSCHMARS, KLAUSENER u. a. sind der Ansicht, dass die langstacheligen Formen an grössere Seen, die kurzstacheligen an kleinere Gewässer gebunden sind. Andere Untersuchungen zeigen jedoch, dass dies, wenn es auch zuweilen der Fall ist, doch nicht immer gilt (WESENBERG-LUND, DIEFFENBACH, LIST u. a.). Auf einigen Lokalen scheint sie eine typische Winterform (Montigglerseen HUBER 1905, Winnebago und Green Lake MARSH, Zwanenwater REDEKE 1903), auf anderen eine Sommerform (Zürichersee LOZERON 1902) zu sein. Bald scheint sie sich in der Nähe der Ufer (LOZERON a. a. O.), bald in der Tiefe (BREHM 1902) aufzuhalten. Auch HUITFELDT-KAAS (1906) hat sie in norwegischen Seen hauptsächlich auf die Wasserschichten unter 25 m Tiefe beschränkt gefunden.

NORDQVIST (1890) hat sie im Bottnischen Meerbusen, obwohl nur innerhalb des Schärenbezirks, LEVANDER (1901 a) "in der pelagischen Fauna

des Seewassers“ gefunden. In beiden Fällen scheint es sich jedoch um var. *Platei* JÄGERSKIÖLD gehandelt zu haben, die nach JÄGERSKIÖLD (1894) eine spezielle marine Varietät darstellt und von ihm im Stockholmer Schärenbezirk gefunden worden ist. “Eine Varietät mit sehr langen Panzerdornen“ hat auch LIE-PETTERSEN (1905) “in Brackwasserlachen und in der Littoralzone des Fjordwassers“ angetroffen. IMHOF (1886) hat sie in der Ostsee bei Lübeck gefunden. Auch EICHWALD hat sie in der Ostsee (nach v. DADAY 1891) beobachtet.

Es geht hieraus hervor, dass man betreffs des Vorkommens und Auftretens der Art zu derselben Schlussfolgerung wie betreffs des Verlaufs und der Ursachen des Generationszyklus gezwungen wird, dass nämlich zahlreiche Biotypen mit verschiedenen Ansprüchen an ihre Wohngewässer vorhanden sein müssen.

## B. Allgemeine tiergeographische und biologische Erörterungen über die Rotatorien.

Nimmt man die ziemlich grosse Anzahl moosbewohnender, hauptsächlich der Ordnung *Bdelloidea* angehöriger Rotatorienarten aus, die von BRYCE (1897) beschrieben worden sind, so sind sehr wenige Rotatorien bisher von Spitzbergen bekannt.

A. VON GOES erwähnt 1862 zwei, der Gattung *Callidina* angehörige Arten, die er in Moos gefunden hat, ohne jedoch sie näher zu bestimmen.

1869 teilt EHRENBURG den Fund von *Callidina alpium* EHRENB. nebst Eiern einer unbekannten Rotatorie von Spitzbergen mit.

Seit BRYCE hat nur RICHARD (1898) vereinzelte Angaben über Rotatorien von Spitzbergen geliefert. Die Arten, die er aufführt, sind:

*Polyarthra platyptera* = *Polyarthra trigla* EHRENB.

*Anuræa scapha* GOSSE = *Notholca striata* (MÜLLER).

*Notholca longispina*.

*Notholca spinifera* GOSSE = *bipalium* (MÜLLER).

*Anuræa aculeata*.

Von diesen Arten habe ich nicht wiedergefunden *Notholca longispina* und *N. bipalium*.

Die von RICHARD gefundenen Arten sind, wie man sieht, rein planktonisch.

Im Gegensatz zu RICHARD führt BRYCE (1897) nur moosbewohnende Arten auf, die nach Exemplaren bestimmt worden waren, welche aus nach England gesandten nassen Moosproben erhalten worden waren. Nur zwei von diesen Arten, nämlich *Colurus caudatus* (EHRENB.) = *Colu-*

*rella adriatica* HEMPR. & EHRBG. und *Metopidia lepadella* (EHRBG.) habe ich wiedergefunden und an meinem Material bestimmen können. Die 24 übrigen sind wahrscheinlich solche Arten, die ich in meine Artenlisten als "unbestimmbare Arten" aufgenommen habe.

Dank dem Umstande, dass die in formalinkonserviertem Zustande unbestimmbaren Arten wenigstens zu einem recht beträchtlichen Teil zuvor durch BRYCES Untersuchung bekannt sind, ist es mir also möglich, eine ziemlich reichhaltige Angabe über die Rotatorien Spitzbergens zu liefern. In der nachstehenden Liste sind alle bisher gefundenen Arten aufgeführt nebst Angaben über den Autor des Fundes. Die von BRYCE der Gattung *Callidina* zugewiesenen Arten werden andauernd unter dieser aufgeführt, ohne dass ich auf die von BRYCE später (1910) vorgenommene Aufteilung Rücksicht nehme, wonach diese Arten den Gattungen *Callidina*, *Mniobia*, *Pleuretra*, *Habrotrocha*, *Macrotracha* und *Ceratotrocha* zugewiesen werden. Im übrigen folge ich der neueren Nomenklatur unter Angabe der ursprünglichen Namen BRYCES in Klammern. RICHARDS Arten habe ich bereits oben unter ihren gegenwärtigen Namen erwähnt.

	Von mir ge- funden	Frühere Funde
<i>Philodina erythrophthalma</i> EHRBG. . . . .	—	BRYCE 1897
» sp. . . . .	—	» »
<i>Rotifer tardigradus</i> EHRBG. (= <i>R. tardus</i> EHRBG.) . . . . .	—	» »
<i>Callidina alpium</i> EHRBG. . . . .	—	EHRBG. 1869, BRYCE 1897
» <i>constricta</i> DUJ. . . . .	—	BRYCE 1897
» <i>tetraodon</i> EHRBG. . . . .	—	» »
» <i>musculosa</i> (MILNE) . . . . .	—	» »
» <i>venusta</i> BRYCE [= <i>elegans</i> (MILNE)] . . . . .	—	» »
» <i>russeola</i> ZELINKA . . . . .	—	» »
» <i>lata</i> BRYCE . . . . .	—	» »
» <i>aspera</i> BRYCE . . . . .	—	» »
» <i>plicata</i> BRYCE . . . . .	—	» »
» <i>pusilla</i> BRYCE . . . . .	—	» »
» <i>cornigera</i> BRYCE . . . . .	—	» »
» <i>papillosa</i> THOMPSON . . . . .	—	» »
» <i>habita</i> BRYCE . . . . .	—	» »
<i>Adineta raga</i> (DAVIS) . . . . .	—	» »
» <i>barbata</i> JANSON . . . . .	—	» »
» <i>gracilis</i> JANSON . . . . .	—	» »
<i>Proales dicipiens</i> EHRBG. . . . .	—	» »
<i>Diglena permollis</i> GOSSE . . . . .	—	» »



	Von mir ge- funden	Frühere Funde
<i>Polyarthra trigla</i> EHRLG. . . . .	×	RICHARD 1898
<i>Diurella bidens</i> LUCKS . . . . .	×	—
» <i>uncinata</i> VOIGT . . . . .	×	—
» <i>longistyla</i> n. sp. . . . .	×	—
» <i>obtusidens</i> n. sp. . . . .	×	—
» <i>minuta</i> n. sp. . . . .	×	—
<i>Rattulus carinatus</i> LAMARCK . . . . .	×	—
<i>Scaridium longicaudum</i> (O. F. MÜLLER) . .	×	—
<i>Diaschiza gibba</i> (EHRLG.) . . . . .	×	—
» <i>gracilis</i> (EHRLG.) (= <i>Furcularia</i> <i>gracilis</i> EHRLG.) . . . . .	—	BRYCE 1897
<i>Diaschiza</i> sp. 1 . . . . .	×	—
» sp. 2 . . . . .	×	—
<i>Diplax bicarinata</i> (PERTY) . . . . .	×	—
<i>Mytilina mucronata</i> (O. F. MÜLLER) . . . .	×	—
» <i>brevispina</i> (EHRLG.) . . . . .	×	—
<i>Euchlanis dilatata</i> EHRLG. . . . .	×	—
» <i>oropha</i> GOSSE . . . . .	×	—
» <i>deflexa</i> GOSSE . . . . .	×	—
<i>Catypna brevis</i> MURRAY . . . . .	×	—
» <i>rotundata</i> n. sp. . . . .	×	—
<i>Monostyla lunaris</i> (EHRLG.) . . . . .	×	—
» <i>cornuta</i> (O. F. MÜLLER) . . . . .	×	—
<i>Metopidia oblonga</i> (EHRLG.) . . . . .	×	—
» <i>lepadella</i> EHRLG. . . . .	×	BRYCE 1897
» <i>quadricarinata</i> STENROOS . . . . .	×	—
» <i>acuminata</i> EHRLG. . . . .	×	—
<i>Lophocaris oxysternon</i> (GOSSE) . . . . .	×	—
<i>Stephanops stylatus</i> MILNE . . . . .	—	BRYCE 1897
» <i>tenellus</i> BRYCE . . . . .	—	» »
<i>Colurella obtusa</i> (GOSSE) . . . . .	×	—
» <i>amblytelus</i> (GOSSE) . . . . .	×	—
» <i>adriatica</i> HEMPR. & EHRLG. (= <i>Colu-</i> <i>rus caudatus</i> EHRLG.) . . . . .	×	BRYCE 1897
<i>Notholca striata</i> (O. F. MÜLLER) . . . . .	×	RICHARD 1898
» <i>acuminata</i> (EHRLG.) var. <i>extensa</i> n. var.	×	—
<i>Notholca foliacea</i> (EHRLG.) . . . . .	×	—
» » » var. <i>latistyla</i> n. var.	×	—
» <i>longispina</i> KELLICOTT . . . . .	—	RICHARD 1898
» <i>bipalium</i> (O. F. MÜLLER) . . . . .	—	» »
<i>Anuræa aculeata</i> EHRLG. . . . .	×	» »

Diese Artenliste verzeichnet nicht weniger als 59 Arten und Varietäten. Ungeachtet dieser grossen Anzahl kann sie jedoch keineswegs als vollständig betrachtet werden. Man muss nämlich annehmen, dass die von BRYCE untersuchten Moosproben nicht alle moosbewohnenden Arten, die sich auf Spitzbergen finden, enthielten, dies um so mehr als mehrere der von mir gefundenen und bestimmten Arten gleichfalls moosbewohnend und von diesen nur zwei von BRYCE gefunden worden sind. Dass dies auch für die übrigen Rotatorien gilt, geht daraus hervor, dass von den von RICHARD gefundenen fünf Arten nicht weniger als zwei nicht von mir wiedergefunden worden sind, weshalb man zu erwarten hat, dass eine ziemlich grosse Anzahl noch nicht bekannter Rotatorienarten auf Spitzbergen vorhanden ist.

Dies gilt sicherlich in ebenso hohem oder noch höherem Grade für andere arktische Gegenden. Zwar führt BERGENDAL (1892) aus Grönland nicht weniger als 82 Arten auf, von diesen sind aber nach BRYCE (S. 794) nur drei Arten von BRYCE auf Spitzbergen und nur 9 Arten ebenda von mir gefunden worden. Durch die von DE GUERNE und RICHARD (1889) gefundenen 5 Rotatorien erhöht sich die Anzahl gemeinsamer Arten um eine. Wenn auch eine kritische Prüfung die Anzahl bekannter gemeinsamer Arten etwas vermehren sollte, so steht es demnach doch fest, dass ihre Anzahl sehr unbedeutend im Verhältnis zu der Rotatorienanzahl überhaupt ist.

Wendet man sich ferner Nordeuropa zu, so findet man, dass von den 100 Rotatorienarten, die LIE-PETTERSEN (1909) aus Nordland und Finmarken aufführt, nur 19 auf Spitzbergen gefunden sind. Von LEVANDERS (1901 b) 30 Arten von der Murmanküste sind nur 10 und von meinen (OLOFSSON 1917) 24 Arten von der Murmanküste und dem nördlichsten Norwegen nur 14 auf Spitzbergen angetroffen. Von den 11 planktonischen Rotatorien, die SKORIKOW (1904) von der Insel Kolgüjew auführt, sind nur 6 unter der Rotatorienfauna Spitzbergens gefunden worden.

Hierzu kommt, dass von den innerhalb eines gewissen Gebiets gefundenen Arten nur ein Teil gemeinsam von den verschiedenen Autoren (LEVANDER, LIE-PETERSEN, OLOFSSON) aufgeführt wird, weshalb man es als sicher betrachten dürfte, dass auch die Rotatorienfauna dieser Gegenden bisher ziemlich unvollständig bekannt ist.

Schon aus diesem Grunde würde ein detaillierter Vergleich zwischen der Rotatorienfauna Spitzbergens und der der übrigen arktischen Gegenden sehr wenig ergiebig sein. Hierzu kommt, dass die Rotatorien überhaupt sich als wenig anwendbar erwiesen haben, wenn es tiergeographische Schlussfolgerungen, vor allem betreffs der Beziehung zwischen verschiedenen tiergeographischen Gebieten von einwanderungsgeschichtlichem Gesichtspunkt aus, gilt. So z. B. sagt der bekannte Rotatorienforscher ROUSSELET (1909, S. 465): "The results of recent investigations point

more and more to the fact that the Rotifera enjoy a cosmopolitan distribution which is not limited to continents, but extends to all places on the surface of the earth where suitable conditions prevail. Wherever search has extended in Europe, America, Africa, India, China, Australia, and even the North and South Polar regions, the same genera and even species have been met with, and it is not possible to speak of any typical or peculiar Rotatorian fauna for any continent, zone or region.

It is true that some species have so far been found in one locality only, but that must be attributed to the fact that no country has as yet been thoroughly explored."

Eine Prüfung der kurzen Angaben, die ich oben für jede Art über ihre ausserspitzbergische Verbreitung geliefert habe, bestätigt dies zur Genüge. Mit Ausnahme der wenigen Arten, die meines Erachtens als neu anzusehen sind, kommen sämtliche in weitverschiedenen klimatologischen Zonen, oft sowohl in der Alten als in der Neuen Welt vor. Auch ein Vergleich zwischen der Rotatorienfauna Spitzbergens oder überhaupt arktischer und der anderer, nichtarktischer Gegenden muss daher im grossen und ganzen wenig ergiebig bleiben.

Die Ursache dieser weitausgedehnten Verbreitung liegt zweifellos zum grössten Teil darin, dass die Rotatorien leicht transportable, widerstandskräftige Dauereier haben, die nach weitem Transport mit Wind, Wasser, Vögeln oder anderen Agenzien sich, nachdem sie in geeignete Gewässer gelangt sind, weiter entwickeln können — eine Sache, auf die näher einzugehen hier nicht der Ort ist.

Wird also die Verbreitung der Rotatorien, dank ihren fast unbegrenzten Verbreitungsmöglichkeiten, nicht durch ihre Verbreitungsfähigkeit geregelt, so hat man jedenfalls einem anderen Faktor hierbei eine grosse Bedeutung zuzuerkennen, nämlich ihren Milieuanprüchen. Um ein einfaches Beispiel zu nehmen, so ist es nämlich klar, dass eine moosbewohnende Art nicht in einem vegetationsfreien See festen Fuss fassen kann, ebensowenig wie eine Planktonart es in einem Moosboden tun kann, sie mögen nun nach diesen Lokalen hin beliebig oft verbreitet werden.

Wenn wir nun finden, dass die Verbreitung der Rotatorien so kosmopolitisch ist, sollten wir daher den weiteren Schluss ziehen können, dass ihre Milieuanprüche wenig scharf begrenzt sind. Berücksichtigt man nur einen der Hauptfaktoren hierbei, nämlich die Temperatur, so wären sie also eurytherm. Im übrigen sollte man erwarten, dass sie im grossen und ganzen ubiquist wären.

Dies ist indessen keineswegs der Fall. Schon ein flüchtiger Blick auf die oben veröffentlichten Artenlisten von verschiedenen Gewässern her lehrt, dass die meisten Arten auf gewisse Lokale mit ganz bestimmten äusseren Verhältnissen beschränkt sind. In der Tat will es scheinen, als wenn die Milieuanprüche der Rotatorien sehr bestimmte wären,



weshalb man, wenn man die Biologie (Milieuansprüche usw.) einer bestimmten Art kennt, aus ihrem Auftreten in einem Gewässer wohl imstande sein könnte, bestimmte Schlüsse betreffs der Natur dieses Gewässers zu ziehen, und dass man umgekehrt, wenn man die Natur eines Gewässers eingehend, nicht aber seinen Rotatorienbestand kennt, im voraus sagen könnte, welche Rotatorien man dort anzutreffen erwarten muss.

Trotz ihrer grossen Verbreitung innerhalb verschiedener klimatologischer Zonen kann man auch nicht sagen, dass die Rotatorien ausnahmslos eurytherm seien. Unter den auf Spitzbergen vorkommenden Arten will es scheinen, als wenn es eine ausgeprägter stenotherme Kaltwassergruppe gäbe, die auf Spitzbergen in allen wärmeren Gewässern fehlt. Zu dieser Gruppe, auf die ich später zurückkomme, gehören hauptsächlich die *Notholca*-Arten mit Ausnahme der allgemein vorkommenden *N. foliacea* s. str.<sup>1</sup> Interessant ist es, dass diese Arten sich auch ausserhalb Spitzbergens als mehr kaltwasserliebend erweisen und, obgleich sie sowohl in kalten als in temperierten Gegenden vorkommen, innerhalb der letzteren auf die kältere Jahreszeit beschränkt sind (vgl. WESENBERG-LUND 1904, DIEFFENBACH 1911 u. a.). In tropischen Gegenden scheinen sie innerhalb der bisher untersuchten Gebiete zu fehlen.

Berücksichtigt man nur die Spitzbergener Verhältnisse, so kann man auch eine wahrscheinlich relativ stenotherme Warmwassergruppe unterscheiden, obwohl es bei ihr schwieriger oder unmöglich ist, zu entscheiden, ob die Temperatur direkt oder indirekt bewirkt, dass sie auf einer grossen Anzahl Lokale fehlt. Wahrscheinlich ist die Temperatur hierbei sowohl auf die eine als auf die andere Weise wirksam. Das Resultat ist jedenfalls das, dass diese Gruppe Gewässer mit besonders niedriger Temperatur meidet.

Die Folge dieser Unabhängigkeit der Rotatorien von der Lage eines Lokals, sofern nur das Lokal an und für sich ein bestimmtes Milieu darbietet, ist natürlich, dass eine gewisse Übereinstimmung z. B. zwischen der Rotatorienfauna in einem See auf der Insel Kolgufew und in einem hochbelegenen See in den Alpen zu verspüren ist. SKORIKOW (1904) hat eben eine solche Übereinstimmung konstatiert und sagt hierüber (S. 212): "Ein Übereinstimmen der arktischen und alpinen Fauna ist gewiss nichts Neues, aber eine so vollständige Identität wie in diesem Falle, meine ich, verdient einige Aufmerksamkeit; besonders ist dies hinsichtlich der Rotatorien interessant, weil man sie in schon übertriebenem Mass als untauglich für geographische Zwecke ansah."

Diese Schlussfolgerung SKORIKOWS ist indessen vollständig falsch. Die Übereinstimmung ist interessant nur insofern, als sie zeigt, dass es Seen mit denselben äusseren Bedingungen in den Alpen und auf der Insel

<sup>1</sup> Dies gilt nicht von *N. longispina*, die RICHARD von Spitzbergen angibt.

Kolgujew gibt. Von tiergeographischem Gesichtspunkt aus ermangelt sie so gut wie jedes Interesses und sagt nichts Neues oder Wichtiges über die Anwendbarkeit der Rotatorien für tiergeographische Zwecke. Dieselben Rotatorien finden sich nämlich (mit einer eventuellen Ausnahme)<sup>1</sup> in sämtlichen von WESENBERG-LUND (1904) in Dänemark untersuchten Seen wieder und werden wahrscheinlich auf geeigneten Lokalen sowohl in China als in Amerika anzutreffen sein, ohne dass deshalb diese Gegenden tiergeographisch etwas miteinander zu tun haben oder die Tiergeographie überhaupt über das hinaus bereichert wird, was die Kenntnis des vollständigen Kosmopolitismus dieser Arten in sich schliesst.

Betrachtet man nun die von mir auf Spitzbergen gefundenen Rotatorien und ihr Auftreten daselbst, so kann man in Übereinstimmung mit dem, was ich oben bei der Behandlung der einzelnen Gewässer getan, zwischen Plankton- und Vegetationsarten unterscheiden und unter den letzteren zwischen solchen, die nur in der Randvegetation, und solchen, die auch oder ausschliesslich im Moorboden vorkommen. Im folgenden will ich eine solche Einteilung vornehmen und sie kurz diskutieren.

#### I. Rein oder überwiegend planktonische Arten.

*Polyarthra trigla*,  
*Lophocaris oxysternon*,  
*Notholca striata*,  
*Notholca acuminata* var. *extensa*,  
*Anuræa aculeata*.

Von diesen sind jedoch nur die zwei Arten

*Polyarthra trigla*,  
*Anuræa aculeata*

rein planktonische Süßwasserarten.

Was die übrigen betrifft, so kommt *Lophocaris oxysternon* auch in der Randvegetation vor. *Notholca striata*, die in einigen Gewässern rein planktonisch zu sein scheint, kommt in kleinen, kalten Gewässern mit spärlicher Moosvegetation (z. B. Tümpel XIII) nur in dieser vor. *Notholca acuminata* var. *extensa* dagegen ist eine Brackwasserform.

#### II. Überwiegende Vegetationsarten, die sporadisch zwischen Plankton (tychoplanktonisch) auftreten:

*Diurella bidens*,  
*Diurella longistyla*,

<sup>1</sup> *Conochilus unicornis* auf der Insel Kolgujew, *C. volvox* in Dänemark. Nach WESENBERG-LUND (1904, S. 150) werden diese Arten oft verwechselt.

Zool. Bidrag, Uppsala. Bd. 6.

*Rattulus carinatus*,  
*Scaridium longicaudum*,  
*Diaschiza gibba*,  
*Mytilina mucronata*,  
*Mytilina brevispina*,  
*Euchlanis*-Arten,  
*Catypna brevis*,  
*Monostyla lunaris*,  
*Monostyla cornuta*,  
*Metopidia lepadella*,  
*Metopidia quadricarinata*,  
*Notholca foliacea*,  
 Unbestimmbare Arten.

Alle diese Arten sind jedoch bei weitem nicht gleich gewöhnlich in Plankton. Einige von ihnen sind ausserdem überhaupt so selten, dass es schwer ist, etwas Sicheres über ihr Verhalten in dieser Beziehung zu sagen.

Unter den angeführten Arten kann man indessen eine besondere Gruppe unterscheiden, die gewöhnlicher planktonisch als die übrigen vorkommt. Hierher gehören:

*Diaschiza gibba*,  
*Mytilina mucronata*,  
*Metopidia lepadella*,  
*Notholca foliacea*.

Besonders *Notholca foliacea* scheint bisweilen sogar überwiegend planktonisch aufzutreten.

Alle übrigen Arten habe ich nie im Plankton gefunden. Sie kommen überwiegend oder ausschliesslich in dem Gebiet vor, das ich oben die Randvegetation genannt habe, und fehlen in der Regel in dichtem Moorboden, was unter anderem erklärt, dass BRYCE in seinen Moosproben kaum eine einzige von ihnen gefunden hat. Sie gehören also in der Regel an der Gruppe

III. Reine Randvegetationsarten, die sowohl zwischen Plankton als innerhalb des dichteren Moorbodens fehlen.

Ausser diesen Gruppen können zwei weitere aufgestellt werden:

IV. Überwiegende Randvegetationsarten, die auch, wenn auch seltener, in dem dichten Moorboden vorkommen.

Hierher gehören z. B.

*Diaschiza gibba*,  
*Metopidia lepadella*,

die also sehr ubiquist sind.



## V. Reine oder überwiegende Moorbodenarten.

Keine von meinen Arten gehört hierher. Dagegen dürften die meisten der Arten BRYCES dieser und der vorigen Gruppe angehören.

Die obige Einteilung der Rotatorienfauna reicht indessen nicht hin, um sie ökologisch zu charakterisieren. Sie sagt so beispielsweise nichts über die verschiedenen Temperaturansprüche der Rotatorien, über den Charakter der Planktonarten als See- oder Teicharten usw. aus. Ich will daher kurz auch auf diese Fragen eingehen.

Was da zunächst die reinen Planktonarten *Polyarthra trigla* und *Anuraea aculeata* betrifft, so kommen sie sowohl in grösseren als in kleineren, in kalten wie in warmen Gewässern vor. Wenn sie sich als nur auf bestimmte Gewässer beschränkt erweisen, so scheinen es wenigstens nicht ihre Grösse oder die Temperaturverhältnisse zu sein, die hierbei ausschlaggebend gewesen sind.

Von den übrigen Arten, die zu Gruppe I gehören, findet sich *Lophocaris oxy sternon* nur in Teich XVI, und sie dürfte höhere Ansprüche bezüglich Temperatur usw. an ihre Wohngewässer stellen, als ihnen Spitzbergen im allgemeinen zu bieten vermag.

*Notholca striata* dürfte dagegen, wie ich oben (S. 605—606) betont habe, eine stenotherme Kaltwasserart sein, die sogar einen grossen Teil der Gewässer Spitzbergens zu warm findet. Es ist jedoch unmöglich zu entscheiden, ob hierbei Temperatur oder andere Momente den Ausschlag fällen. Ihr Auftreten ausserhalb Spitzbergens spricht indessen dafür, dass die Temperatur wirklich eine solche Rolle spielt (S. 606).

*Notholca acuminata* var. *extensa* ist, wie oben erwähnt, eine Brackwasserform.

Von den den übrigen Gruppen zugewiesenen Arten kann man in der Regel sagen, dass sie um so gemeiner vorkommen, je günstiger bezüglich Vegetation und Temperatur, d. h. je weniger extrem arktisch die Verhältnisse sind. Sie fehlen daher gänzlich in solchen kalten, vegetationsarmen (extrem arktischen) Gewässern wie z. B. den Tümpeln XIII und XIV, sind spärlich in den grösseren Teichen, wo die Temperatur nicht so hoch und die Randvegetation relativ schwach entwickelt ist, und treten in grosser Artenanzahl und grossem Individuenreichtum erst auf, wo das Gewässer ein so günstiges Gepräge hat wie z. B. Teich XVI.

Einige Arten zeigen sich indessen mehr rein eurytherm und ubiquist und kommen sowohl in kalten Gewässern mit spärlicher Vegetation als auch in wärmeren mit reicherer Vegetation vor. Eine, wahrscheinlich die einzige typische hierhergehörige Art ist *Metopidia lepadella*, die auch, obwohl sie eine überwiegende Randvegetationsform ist, sowohl im Plankton als im Moorboden vorkommt. Sie ist auch eine der beiden Arten, die sowohl von BRYCE als von mir gefunden worden sind.

Von Frühlings-, Sommer- oder Herbstformen kann man nicht gut sprechen, da die Vegetationsperiode in ihrer Gesamtheit so kurz ist, dass die Arten im allgemeinen nicht auf einen gewissen Teil derselben beschränkt sein können. Wenn daher Arten, die gleich *Notholca striata* in anderen Gegenden auf eine bestimmte Jahreszeit beschränkt sind, auf Spitzbergen während der ganzen Vegetationsperiode auftreten, so darf man darin nichts Eigentümliches oder besonders Bemerkenswerthes erblicken. Sollen sie sich überhaupt in einer arktischen Gegend finden können, so müssen sie ja ihr Auftreten in die einzige hierfür mögliche Zeit verlegen und können sich, da diese so kurz ist, nicht auf einen bestimmten Teil derselben beschränken.

ZSCHOKKES und EKMANS (1908) Nachweis, dass in Hochgebirgen sowohl Frühlings- als Sommer- und Herbstformen gleichzeitig neben einander im Hochsommer auftreten, bedeutet also nichts an und für sich Merkwürdiges.

Zum Schluss wäre es wünschenswert gewesen, über die Fortpflanzungsverhältnisse der Rotatorien auf Spitzbergen berichten zu können, was indessen mein Material nicht zulässt. Nur für *Polyarthra trigla* und *Anuraea aculeata* habe ich näher hierauf eingehen können, und ich verweise diesbezüglich auf die spezielle Behandlung derselben.

---

## Literaturverzeichnis.

1914. ALM, G. Ostracoden aus den nordschwedischen Hochgebirgen. Naturw. Unt-  
ters. Sarekgeb. Schwed. Lappland. gel. von A. Hamberg. Bd. 4. Zoo-  
logie. Lief. 5.
- 1914 a. ——. Beiträge zur Kenntnis der nördlichen und arktischen Ostracodenfauna.  
Arkiv f. Zoologi. Bd. 9. Nr. 5. Stockholm.
- 1914 b. ——. Beschreibung einiger neuen Ostracoden aus Schweden. Zool. Anz. Bd.  
48. Nr. 10.
1915. ——. Monographie der schwedischen Süßwasserostracoden nebst systemati-  
schen Besprechungen der Tribus Podocopa. Zool. Bidrag fr. Uppsala.  
Bd. 4.
1900. AMBERG, O. Beiträge z. Biologie d. Katzenses. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges.  
Zürich. Bd. 45.
1913. AMMAN, H. Temporalvariationen einiger Planktonen in oberbayerischen Seen  
1910—1912. II. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. 9. (1913—14.)
1892. ANDERSON, B. A., and SHEPHARD, J. Notes on Victorian Rotifers. Proc. R.  
Soc. Victoria. Vol. IV (N. S.). P. 1. Melbourne.
1892. APSTEIN, C. Quantitative Plankton-Studien im Süßwasser. Biol. Centralbl.  
Bd. XII.
1894. ——. Vergleich der Planktonproduction in verschiedenen holsteinischen Seen.  
Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. Br. Bd. 8.
1896. ——. Das Süßwasserplankton. Kiel u. Leipzig.
1852. BAIRD, W. Monograph of the family Apodidae, a family of Crustaceans be-  
longing to the division Entomostraca; with a description of Apus, and  
two species of Ostracoda belonging to the genus Cypris. Proc. Zool.  
London. XX.
1911. DE BEAUCHAMP, P. Analyse de récents travaux sur les Rotifères et Gastro-  
triches, avec les diagnoses de toutes les espèces nouvelles. Annales de  
Biologie lacustre. Tome IV.
1892. BERGENDAL, D. Beiträge zur Fauna Grönlands. Ergebnisse einer im Jahre  
1890 in Grönland vorgenommenen Reise. I. Zur Rotatorien-Fauna Grön-  
lands. K. Fysiogr. Sällsk. Lund. Handl. N. F. Bd. 3.
- 1895—97. BIRGE, E. A. Plankton Studies on lake Mendota. I, II. Transact. Wis-  
cons. Acad. Bd. 10—11.
1897. BLANCHARD, R., et RICHARD, J. Sur la faune des lacs élevés des Hautes-Alpes.  
Mém. Soc. Zool. France. T. 10.
1912. BRAUER, A. Die Süßwasserfauna Deutschlands. Heft. 14. Rotatoria und  
Gastrotricha. Jena.
1902. BREHM, V. Zusammensetzung, Verteilung und Periodizität des Zooplanktons  
im Achensee. Zeitschr. d. Ferdinandeums. Innsbruck. 3. Folge. H. 46.
1905. ——. Zur Besiedlungsgeschichte alpiner Seebecken. 77. Versammlung Na-  
turf. u. Ärzte zu Meran.



1908. BREHM, V. Die geographische Verbreitung der Copepoden und ihre Beziehung zur Eiszeit. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 1.
1911. ——. Die Entomostraken der Danmark-Expedition. Danmarkekspeditionen till Grönlands Nordostkyst 1906—1908. Bd. 5. No. 5. Medd. Grönl. 45. Köbenhavn.
- 1911a. ——. Einige Beiträge zur aussereuropäischen Entomostrakenfauna. Arch. Hydrobiol. und Planktonkunde. Bd. 6.
- 1911b. ——. Der Einfluss glazialer und postglazialer Verhältnisse auf die niedere Tierwelt Mitteleuropas, speziell auf deren geographische Verbreitung. Dtsch. Rdsch. Geogr. Stat. Wien. Bd. 33.
- 1911c. ——. Zur zoogeographischen Analyse der Fauna der Alpenseen. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 4.
1913. ——. Über die Harpacticiden Mitteleuropas. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. 8. (1912—1913.)
1917. ——. Entomostraken aus Spitzbergen. Ibid. Bd. 11. H. 4.
1902. — u. ZEDERBAUER, E. Untersuchungen über das Plankton des Erlaufsees. Verh. K. K. Zool. Bot. Ges. in Wien.
- 1903—1906. ——. Beiträge zur Planktonuntersuchung alpiner Seen. I, II, III, IV, V. Ibid.
1905. ——. Das September-Plankton des Skutarisees. Ibid.
1910. BROCH, HJ. Das Plankton der schwedischen Expedition nach Spitzbergen 1908. Teil 1. Das Plankton des Eisfjordes während der schwedischen Expedition nach Spitzbergen 1908. Zool. Ergebn. schwed. Exp. Spitzb. 1908. T. 1. Hydrographie und Plankton. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 45. No. 9.
1897. BRYCE, D. Contributions to the Non-Marine Fauna of Spitzbergen. Part II. Report on the Rotifera. Proc. Zool. Soc. London.
1910. ——. On a new classification of the Bdelloid Rotifera. Journ. Quek. Micr. Club. V. 11.
1899. BURCKHARDT, G. Vorläufige Mittheilung über Planktonstudien an Schweizer Seen. Zool. Anz. Bd. 22. No. 586.
- 1899a. ——. Faunistische und systematische Studien über das Zooplankton der grösseren Seen der Schweiz und ihrer Grenzgebiete. Revue Suisse de Zoologie. T. 7.
1900. ——. Quantitative Studien über das Zooplankton des Vierwaldstättersees. Mitteil. naturf. Ges. Luzern. Heft. 3.
1891. CEDERSTRÖM, G. C. Iakttagelser rörande ehippierna eller vinteräggskapslarna hos småkräftarten *Daphnia pulex*. Öfv. K. Svenska Vet. Akad. Handl. No. 3.
1899. CLEVE, A. Notes on the plankton of some lakes in Lule Lappmark, Sweden. Ibid.
1888. v. DADAY, E. Crustacea Cladocera faunæ hungaricæ. Budapest.
1891. ——. Die Rädertiere des Golfes von Neapel. Math. Naturw. Ber. Ungarn. Bd. 8.
1892. ——. Die geographische Verbreitung der im Meere lebenden Rotatorien. Ibid. Bd. 9.
1898. ——. Mikroskopische Süsswasserthiere aus Ceylon. Termész. Füzetek. Bd. 31. Anhangsh. Budapest.
1903. ——. Mikroskopische Süsswasserthiere aus Turkestan. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 19.
1907. ——. Plankton-Thiere aus dem Victoria Nyanza. Sammelausbeute von A. Borgert, 1904—1905. Ibid. Bd. 25.
1912. DIEFFENBACH, H. In BRAUER 1912.

1911. DIEFFENBACH, H., u. SACHSE, R. Biologische Untersuchungen an Rädertieren in Teichgewässern. Int. Revue Hydrobiologie. Biol. Suppl. 3. Ser. 1912.
1903. DIXON-NUTTAL, F. R., and FREEMAN, R. Das Rotatorien-Genus *Diaschiza*. A Monographic Study, with Description of New Species. Journ. R. Micr. Soc.
1903. v. DOUWE, C. Zur Kenntnis der freilebenden Süßwasser-Copepoden Deutschlands; *Cyclops crassicaudis* Sars. Zool. Anz. Bd. 26.
1883. ECKSTEIN, K. Die Rotatorien der Umgegend von Giessen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 39.
1833. EHRENBURG, C. G. Dritter Beitrag zur Kenntnis grosser Organisation in der Richtung des kleinsten Raumes. Phys. Abh. K. Ak. Wiss. Berlin.
1838. —. Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen. M. 1 Atlas. Fol. Leipzig.
1890. EKHOLM, N. Observations météorologiques. Observ. faites au Cap Thordsen, Spitzberg par l'Expedit. suédoise. Stockholm.
1904. EKMÁN, S. Die Phyllopoden, Cladoceren und freilebenden Copepoden der nord-schwedischen Hochgebirge. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 21.
1905. —. Cladoceren und Copepoden aus antarktischen und subantarktischen Binnengewässern. Wiss. Ergebn. Schwed. Südpolar-Exp. 1901—1903. Stockholm.
1907. —. Über d. Crustaceenplankton von Ekoln (Mälaren) und über verschiedene Kategorien von marinen Relikten in schwedischen Binnenseen. Zool. Stud. till. prof. T. Tullberg. Upsala.
1908. —. Ostracoden aus den nord-schwedischen Hochgebirgen. Naturw. Unters. Sarekgebirg. Schwed. Lappland gel. von A. Hamberg. Bd. IV. Zoologie Lief. 2. No. 5.
1913. —. Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. I. Über ein reliktes Vorkommen von *Mysis mixta* Lilljeborg im Mälaren und über Konvergenzerscheinungen zwischen ihr und *Mysis oculata* f. *relicta* (Lovén). Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 5. 1912—1913.
- 1913a. —. II. Die Variation der Kopfform bei *Limnocalanus grimaldii* (de Guerne) und *L. macrurus* G. O. Sars. Ibid. Bd. 6. 1913—1914.
1915. —. Vorschläge und Erörterungen zur Reliktenfrage in der Hydrobiologie. Arkiv f. Zoologi. Bd. 9. No. 17. Stockholm.
1916. —. Systematische und tiergeographische Bemerkungen über einige glazial-marine Relikte des Kaspischen Meeres. Zool. Anz. Bd. 47. No. 9.
1916. FARWICK, B. Zur Verbreitung des *Cyclops crassicaudis* Sars. Zool. Anz. Bd. 47.
1900. FUHRMANN, O. Beitrag zur Biologie des Neuenburger Sees. Biol. Centralbl. Bd. XX.
1882. GIESBRECHT, W. Die freilebenden Copepoden der Kieler Fördrde. Jahresb. Comm. wiss. Unters. deutsch. Meere in Kiel. 4.
1851. GOSSE, P. H. A catalogue of Rotifera found in Britain, with descriptions of five new genera and thirty-two new species. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. Vol. 8.
1859. GRUBE, ED. Bemerkungen über die Phyllopoden, nebst einer Uebersicht ihrer Gattungen und Arten. Arch. f. Naturg. 19. Jahrg.
1913. GRUBER, K. Studien an *Scapholeberis mucronata* O. F. M. 1. Beiträge zur Frage der Temporalvariation der Cladoceren und ihrer Beeinflussung durch das Experiment. Zeitschr. Ind. Abst.- u. Vererb.-Lehre. Bd. 9.
- 1913a. —. Das Problem der Temporal- und Lokalvariation der Cladoceren. Biol. Centralbl. Bd. 33.

- 1913 b. GRUBER, K. Eine Beobachtung zum Sexualitätsproblem der Cladoceren. Zool. Anz. Bd. 42.
1889. DE GUERNE, J., et RICHARD, J. Revisions des Calanides d'eau douce. Mém. Soc. Zool. France. T. 11.
- 1889a. ——. Sur la faune des eaux douces du Groenland. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. 108.
- 1889b. ——. Note sur les entomostracés d'eau douce recueillis par M. Charles Rabot dans la province de Nordland, Norvège septentrionale. Bull. Soc. Zool. France. T. 14.
1892. ——. Voyage de M. Charles Rabot en Island. Sur la faune des eaux douces. Ibid. T. 17.
- 1892a. ——. Sur la faune des eaux douces de l'Islande. Compt. Rend. Acad. Sc. Paris. T. 114.
1916. HABERBOSCH, P. Über arktische Süßwasser crustaceen. Zool. Anz. Bd. 47. No. 5.
1894. HACKER, V. Die Entwicklung der Wintereier der Daphniden. Ber. naturf. Ges. Freiburg i. Br. V. 8.
1902. ——. Ueber die Fortpflanzung der limnetischen Copepoden des Titisees. Ibid. Bd. 12.
1913. HARRING, H. K. Synopsis of the Rotatoria. Bull. U. S. Nat. Mus. 81.
1914. ——. Report on Rotatoria from Panama with descriptions of new species. Proc. U. S. Nat. Mus. Vol. 47.
1916. ——. A revision of the Rotatorian Genera *Lepadella* and *Lophocharis* with Descriptions of five new Species. Ibid. Vol. 51.
1877. HELMICH, B. Die Cladoceren Böhmens. Arch. naturw. Landesdurchf. v. Böhmen. Bd. 3. Abt. 4. H. 2.
1899. HEMPEL, A. A List of the Protozoa and Rotifera found in the Illinois River and Adjacent Lakes at Havana, Ill. Bull. Ill. State Lab. Nat. Hist. V. 5. 1897—1901. Urbana. 1902.
1884. HERRICK, C. L. A final report on the Crustacea of Minnesota, included in orders Cladocera and Copepoda. Twelfth ann. rep. geol. nat. hist. survey of Minnesota. Minneapolis.
1903. HERTWIG, R. Über Correlation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Theilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. 23.
1899. HILGENDORF, M. A. A contribution to the Study of the Rotifera of New Zealand. Trans. and Proc. New Zealand Inst. 1898. Vol. 31. Wellington.
1909. v. HOFSTEN, N. Rotatorien aus dem Mästermyr (Gottland) und einigen andern schwedischen Binnengewässern. Arkiv f. zoologi. Bd. VI. No. 1. Stockholm.
1911. ——. Zur Kenntniss der Tiefenfauna des Brienzer und des Thuner Sees. Archiv Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd 7. 1911—1912.
1912. ——. Marine, litorale Rotatorien der Skandinavischen Westküste. Zool. Bidrag fr. Uppsala. Bd. 1.
1913. ——. Glaciala och subarktiska reliker i den svenska faunan. Populär Naturvet. Revy. Bd. 3. Stockholm.
1893. HOOD, J. Three new Rotifers. Journ. Queck. Club. Vol. 5. Ser. 2.
1895. ——. On the Rotifera of the County Mayo. Proc. Roy. Irish Acad. 3 Ser. Vol. 3. No. 4.
1905. HUBER, G. Monographische Studien im Gebiete der Montigglerseen (Südtirol) mit bes. Berücks. ihrer Biologie. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. 1.



1909. HUBER, G. Biologische Mittheilungen über die Berninaseen (Schweiz). 1. Das Verhalten der Rotatorien des Lago della Crocetta im Jahrescyclus. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 2.
1886. HUDSON, C. T., & GOSSE, P. H. The Rotifera or Wheel Animalcules. 2 Vol. London.
1889. ——. The Rotifera, Supplement. London.
1898. HUITFELDT-KAAS, H. Plankton in norwegischen Binnenseen. Biol. Centralbl. Bd. 18.
1906. ——. Planktonundersøgelser i norske vande. Kristiania.
1909. HULTH, J. M. Swedish Spitzbergen Bibliography. Ymer. Årg. 29. 1909. Sthlm 1910.
1917. HÖGBOM, A. G. Über die arktischen Elemente in der aralokaspischen Fauna, ein tiergeographisches Problem. Bull. Geol. Institut. Upsala. Vol. XIV.
1911. HÖGBOM, B. Bidrag till Isfjordsområdets kvartärgeologi. Geol. Fören. i Stockholm Förhandl. Bd. 33.
1913. ——. Om Spetsbergens Mytilustid. Ibid. Bd. 35. H. 2.
1886. IMHOF, O. E. Über mikroskopische Tiere aus der Ostsee. Zool. Anz. Bd. 9.
1892. ——. Beitrag zur Kenntniss der Lebensverhältnisse der Rotatorien. Über marine, brackische und euryhaline Rotatorien. Biol. Zentralblatt. Bd. 12.
1910. IROSO, I. Primo contributo alla conoscenza dei Rotiferi del lago-stagno craterico di Astroni. Monitore Zool. Ital. Anno 21.
1913. ——. Atti R. Inst. Incorr. Napoli. Vol. 64 (1912).
1905. ISSAKÓWITSCH, A. Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. (Vorl. Mitt.). Biol. Centralbl. Bd. 25.
1906. ——. Die geschlechtsbestimmenden Ursachen bei den Daphniden. Arch. mikr. Anatomie. Bd. 59.
1908. ——. Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Cladoceren, aber nicht im Sinne Weismanns. Biol. Centralbl. Bd. 28.
1894. JÄGERSKIÖLD, L. A. Über zwei baltische Varietäten der Gattung Anuræa. Zool. Anz. Bd. 17.
1900. JENNINGS, H. S. Rotatoria of the United States, with especial reference to those of the great lakes. Bull. U. S. Fish Commission (1899).
1903. ——. Rotatoria of the United States. II. A monograph of the Rattulidæ. Ibid. for 1902.
1908. JOHANSEN, A. C. Om Brugen af Betegnelsen »Relict» (What is a »Relict»?). København Medd. Geol. 14.
1911. JOHANSEN, FR. Freshwater Life in North-east Greenland. Danmark-Eksped. til Grønlands Nordøstkyst 1906—1908. Bd. V. No. 6. Medd. Grønland. 45. København.
1902. JUDAI, CH. The Plankton of Winona Lake. Proc. Ind. Acad. Sci.
1905. KEILHACK, L. Zur Cladocerenfauna des Madüses in Pommern. Arch. Natg. 71. Bd. 1.
1906. ——. Cladoceren aus den Dauphiné-Alpen. Zool. Anz. Bd. 29.
- 1906 a. ——. Zur Biologie des Polyphemus pediculus. Ibid. Bd. 30.
1908. ——. Zur Cladocerenfauna der Mark Brandenburg. Diss. Berlin.
1909. ——. Beiträge zur Kenntniss der Süßwasserfauna der Dauphiné-Alpen. 1. Zur Systematik der Gattung Marænobiotus Mrázek. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. 4.
1910. ——. Zur Bedeutung der Generationszyklen bei den Cladoceren. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 3.
1901. KIRKMAN, TH. List of some of the Rotifera of Natal. Journ. R. Micr. Soc.

1908. KLAUSENER, C. Jahreszyklus der Fauna eines hochgelegenen Alpensees. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 1.
- 1908 a. —. Die Blutseen der Hochalpen. Ibid. Bd. 1.
1911. KLEIBER, O. Die Tierwelt des Moorgebietes von Jungholz im südlichen Schwarzwald. Arch. Natg. Berlin. 77 (1911). Bd. 1. Suppl. H. 3.
1913. KLIE, W. Die Copepoda Harpacticoida des Gebietes der Unter- und Aussenweser und der Jade. Sep. Schr. Ver. Natk. Geestemünde. H. 3.
- 1913 a. —. Die Crustaceen-Fauna des Alten Hafens zu Bremerhaven. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 6. Biol. Suppl. H. 1.
1908. KRÄTZSCHMAR, H. Über den Polymorphismus von *Anuræa aculeata* Ehrbg. Ibid. Bd. I.
1913. —. Neue Untersuchungen über den Polymorphismus von *Anuræa aculeata* Ehrbg. Ibid. Bd. 6.
1875. KURZ, W. Dodekas neuer Cladoceren nebst einer kurzen Übersicht der Cladocerenfauna Böhmens. Sitzber. Mat.-naturw. Cl. Bd. 70. Abt. 1. Wien.
1911. KÜHN, A. Ueber determinierte Entwicklung bei Cladoceren. Zool. Anz. Bd. 38.
- 1913—1914. LANGE, A. Unsere gegenwärtige Kenntnis von den Fortpflanzungsverhältnissen der Rädertiere. Kritisches Sammelreferat. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 6.
1905. LANGHANS, V. Über das Zooplankton der julischen Alpseen. Sitzber. nat.-math. Ver. »Lotos» in Prag. Bd. 25. No. 3.
1907. —. Die Ursachen der periodischen Variationen der Planktonzoen. Naturw. Zeitschrift Lotos. No. 1. Prag.
- 1907 a. —. Faunistische und biol. Studien an der Süßwassermikrofauna Istriens. Ibid. No. 6—7.
1909. —. Planktonprobleme. Ibid. Bd. 57. H. 6.
- 1909 a. —. Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Verh. D. Zool. Ges. Bd. 19.
1893. LAUTERBORN, R. Ueber Periodicität im Auftreten und in der Fortpflanzung einiger pelagischen Organismen des Rheines und seiner Altwasser. Zeitschr. f. Fischerei.
1894. —. Beiträge zur Rotatorienfauna des Rheins und seiner Altwasser. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 7.
1898. —. Ueber die zyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. Biol. Centralbl. Bd. 18.
1901. —. Der Formenkreis von *Anuræa cochlearis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Variabilität bei Rotatorien. I. Teil. Morpholog. Gliederung des Formenkreises. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. VI.
1903. —. II. Teil. Die cyclische oder temporale Variation. Ibid. Bd. VII.
1894. LEVANDER, K. M. Materialien zur Kenntniss der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors, mit besonderer Berücksichtigung der Meeresfauna. II. Rotatoria. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. Bd. XII. No. 3. Helsingfors.
1901. —. Zur Kenntnis des Planktons und der Bodenfauna einiger seichter Brackwasserbuchten. Ibid. Bd. XX. No. 5.
- 1901 a. —. Übersicht der in der Umgebung von Esbo-Löfö im Meereswasser vorkommenden Tiere. Ibid. Bd. XX. No. 6.
- 1901 b. —. Beiträge zur Fauna und Algenflora der süßen Gewässer an der Murmanküste. Ibid. Bd. XX. No. 8.
1908. —. Zur Kenntnis des Planktons einiger Binnenseen in Russisch-Lappland. Festschr. Palmén. 1. No. 11.

1905. LIE-PETERSEN, O. J. Beiträge zur Kenntnis der marinen Rädertier-Fauna Norwegens. Bergens Museums Aarbog. No. 10.
1909. ——. Zur Kenntnis der Süßwasser-Rädertier-Fauna Norwegens. Ibid. No. 15.
1911. ——. Rotatorienfaunaen paa Tromsø. Tromsø Museums Aarshefte. 33. 1910. Tromsø 1911.
1877. LILLJEBORG, W. Synopsis Crustaceorum Suecicorum ordinis Branchiopodorum et subordinis Phyllopodorum. Nov. Act. Acad. Scient. Upsal. Vol. extr. ordin. edit.
1900. ——. Cladocera Sueciæ. Ibid. Ser. III. Vol. XIX.
- 1900 a. ——. Entomostraceen während der schwedischen wissenschaftlichen Expeditionen der Jahre 1868, 1898 und 1899 auf der Bäreninsel gesammelt. Bihang K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 26. Afd. IV. No. 5.
1901. ——. Synopsis specierum huc usque in Suecia observatarum generis Cyclopis (lateinisch und schwedisch). K. Svenska Vet. Akad. Handl. V. 35. No. 4.
1902. ——. Synopsis specierum huc usque in aquis dulcibus Sueciæ observatarum familiæ Harpacticidarum (lateinisch und schwedisch). Ibid. V. 36. No. 4.
1912. LIST, TH. Beiträge zur Kenntnis des Planktons einiger Teiche in der Umgegend von Darmstadt. Zeitschr. f. Fischerei. Bd. 16 (1912—15).
1902. LOZERON, H. La répartition verticale du Plancton dans le Lac de Zürich de décembre 1900 à décembre 1901. Vierteljahrsschrift d. naturf. Ges. Zürich. 47. Jahrg.
- — — LUBBOCK, J. An account of the Two Methods of Reproduction in Daphnia, and of the Structure of the Ephippium. Sep.
1912. LUCKS, R. Zur Rotatorienfauna Westpreussens. Danzig.
1895. LUNDBERG, R. On the postembryonal development of the Daphnids. Bih. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 20. Afd. 4. No. 2.
1903. MARSH, C. D. The plankton of Lake Winnebago and Green Lake. Bull. Wisconsin. Geol. Nat. Hist. Survey. No. 12. Sc. series. Nr. 3.
1758. MARTIN, A. R. Meteorologiska Observationer, gjorde på en Resa til Spitsbärgen. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Vol. 19.
1893. MRÁZEK, AL. Beitrag zur Kenntnis der Harpacticiden-Fauna des Süßwassers. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 7.
1873. MÜHRY, A. Das Klima an der Nordküste von Spitzbergen, nach den Beobachtungen der letzten schwedischen Polar-Expedition. Zeitschr. Österr. Ges. Meteorol. Bd. 8. Wien.
1912. MÜLLER, G. W. Ostracoda. Das Tierreich. L. 31.
1911. MURRAY, J. The Annual History of a Periodic Pond. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 4.
1913. ——. Notes on the Family Catyphnidae. Journ. R. Micr. Soc.
1883. NATHORST, A. G. Nya bidrag till kännedom om Spetsbergens kärlväxter, och dess växtgeografiska förhållanden. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 20. No. 6.
1876. NORDENSKIÖLD, A. E. Über die früheren Klimate der Polarregionen. Zeitschr. Österr. Ges. Meteorol. Bd. 11. Wien.
1907. NORDGAARD, O. Mofjordens Naturforhold. Trondhjem. Vid. Selsk. Skr. 1906. No. 9.
1887. NORDQVIST, O. Die pelagische und Tiefsee-Fauna der grösseren finnischen Seen. Zool. Anz. X.
1888. ——. Die Calaniden Finlands. Bidrag till kännedom om Finlands Natur och Folk. Heft 47. Helsingfors.
1890. ——. Bidrag till kännedom om Bottniska vikens och norra Östersjöns evertebratfauna. Medd. Soc. Fauna Flora Fenn. Heft 17.



- 1902—1903. NORMAN, A. M. Notes on the Natural History of East Finmark. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. 10. 1902; Vol. 11. 1903.
1867. — and BRADY, G. S. A monograph of the British Entomostraca belonging to the families Bosminidae, Macrothricidae and Lynceidae. Trans. Nat. Hist. Northumberland and Durham. Vol. 1.
1897. NUSSBAUM, N. Die Entstehung des Geschlechts bei Hydatina senta. Arch. mikr. Anatomie und Entwickl.-gesch. Bd. 49.
1917. OLOFSSON, O. Süßwasser-Entomostraken und -Rotatorien von der Murmanküste und aus dem nördlichsten Norwegen. Zool. Bidrag fr. Uppsala. Bd. 5.
- 1917 a. —, Beitrag zur Kenntnis der Harpacticiden-Familien Ectinosomidae, Canthocamptidae (Gen. Marænobiotus) und Tachidiidae nebst Beschreibungen einiger neuen und wenig bekannten, arktischen Brackwasser- und Süßwasser-Arten. Ibid. Bd. 6.
1906. OSTENFELD, C. H., and WESENBERG-LUND, C. A regular fortnightly exploration of the plankton of the two Icelandic lakes, Thingvallavatn and Myvatn. Proc. R. Soc. Edinburgh. 25.
1902. OSTWALD, W. Zur Theorie des Planktons. Biol. Centralbl. Bd. 22.
1903. —. Zur Theorie der Schwebevorgänge sowie der spec. Gewichtsbestimmungen schwebender Organismen. Arch. ges. Physiologie. Bd. 94.
- 1903 a. —. Zur Theorie der Richtungsbewegungen schwimmender niederer Organismen. Ibid. Bd. 95.
1883. PACKARD, A. S. A Monograph of North-American Phyllopod Crustacea. 12. Ann. Rep. U. S. Geol. Geogr. Surv.
- 1788—1793. PALLAS, P. S. Voyages dans plusieurs provinces de l'empire de Russie et dans l'Asie septentrionale. Paris.
1910. PAPINACOLAU, G. Über die Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biol. Centralbl. Bd. 30.
- 1910 a. —. Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden (Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgi). Ibid. Bd. 30.
1911. —. Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden. Ibid. Bd. 31.
1850. PERTY, M. Neue Räderthiere der Schweiz. Mitt. Naturf. Ges. Bern.
1885. PLATE, L. Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. Naturwiss. u. Medizin. Bd. XIX. N. F. XII.
1889. —. Über die Rotatorienfauna des Bottnischen Meerbusens. Zeitschr. wiss. Zoologie. Bd. 49.
1882. POPPE, S. A. Ueber eine neue Art der Calaniden-Gattung Temora Baird. Abh. naturw. Ver. Bremen. Bd. VII.
1903. REDEKE, H. C. Plankton-Oenderzoekingen in het Zwanenwater bij Callantsoog. Nat. Verh. Holl. Maatsch. Wet. Haarlem. Deel 5.
1892. RICHARD, J. Sur la distribution géographique des Cladocères. Congr. Intern. Z. 2. Sess. 1. P.
1894. —. Revision des Cladocères. Ann. Sc. Nat. T. 18.
1897. —. Entomostracés recueillis par M. Ch. Rabot à Jan Mayen et au Spitzberg. Bull. Soc. Zool. France.
1898. —. Sur la faune des eaux douces explorées en 1898 pendant la campagne du yacht Princess-Alice (Lofoten, Spitzberg, Iles Beeren, Hope, de Barents et Færoer). Mém. Soc. Zool. France. Tome 11.
1909. ROUSSELET, CH. F. On the geographical distribution of the Rotifera. Journ. Quek. Micr. Club.

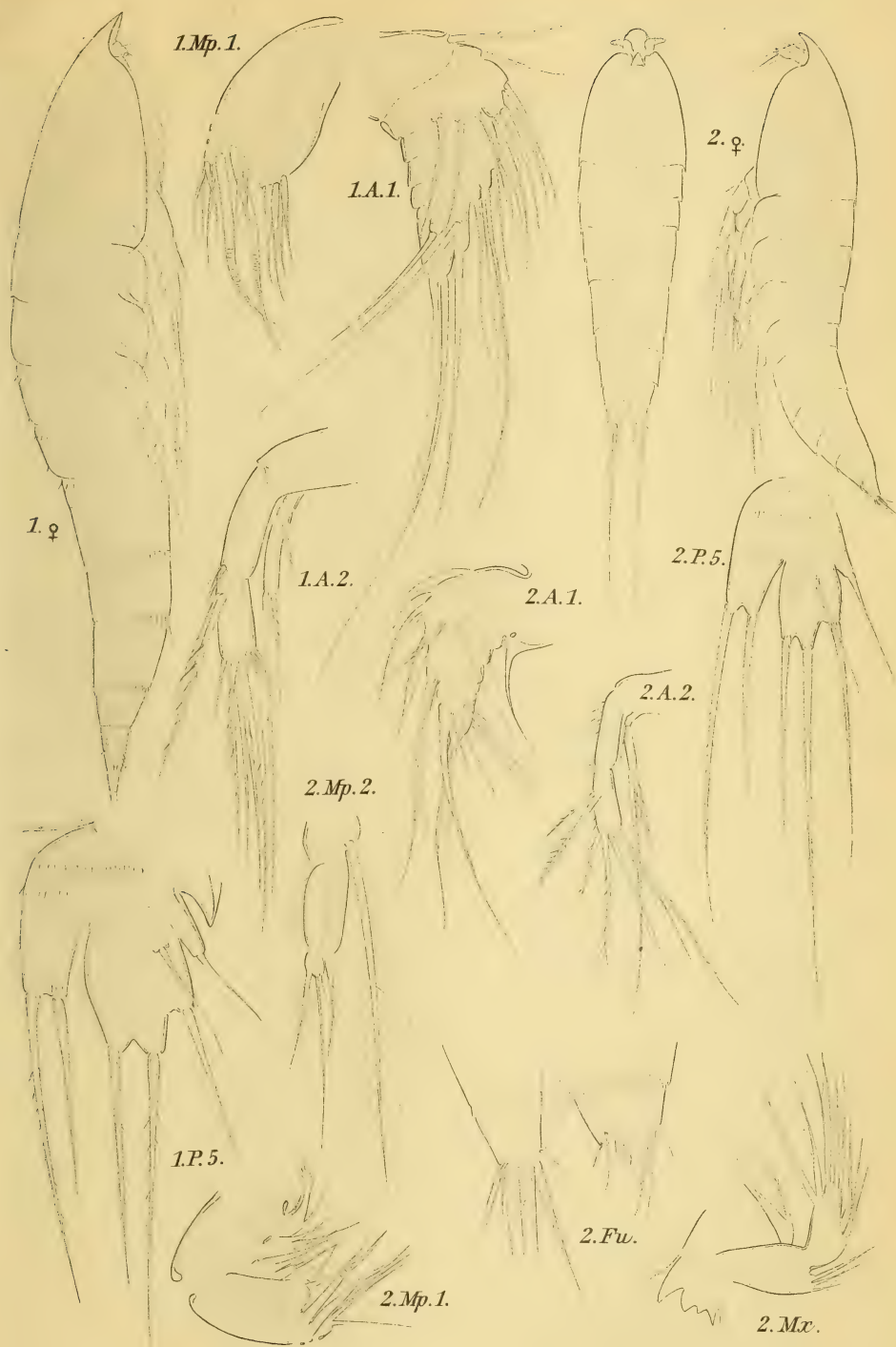
1909. RUNNSTRÖM, J. Beiträge zur Kenntnis der Rotatorienfauna Schwedens. Zool. Anz. Bd. 34.
1911. SACHSE, R. Siehe DIEFFENBACH und SACHSE.
1912. ——. In BRAUER 1912.
1914. ——. Zur Rotatorienfauna Deutschlands. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. 9.
1905. SAMTER, M. Die geographische Verbreitung von *Mysis relicta*, *Pallasiella quadrispinosa*, *Pontoporeia affinis* in Deutschland als Erklärungsversuch ihrer Herkunft. Anh. Abh. K. Preuss. Akad. d. Wiss.
1863. SARS, G. O. Oversigt af de indenlandske Ferskvandscopepoder. Videnskabs-selsk. Forh. 1862. Christiania.
1874. ——. Bemærkinger om de til Norges Fauna hørende Phyllopoder. Ibid. (Aar 1873).
1879. ——. Carcinologiske Bidrag til Norges Fauna. 1. Monographi over de ved Norges kyster forekommende Mysider. Heft. 3. Christiania.
1886. ——. Den Norske Nordhavs-Expedition 1876—1878. Vol. 15. Crustacea II.
1890. ——. Oversikt af Norges Crustaceer, II. Forh. Vidensk. Selsk. Christiania.
1895. ——. An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species. Bergen. Vol. I. Amphipoda.
1903. ——. Vol. IV. Copepoda Calanoida.
- 1903—1911. ——. Vol. V. Copepoda Harpacticoida.
- 1913—1915. ——. Vol. VI. Copepoda Cyclopoida.
1896. ——. Fauna Norvegiæ. Bd. 1. Beskrivelse af de hidtil kjendte Norske arter af underordnerne Phyllocarida og Phyllopoda (norwegisch und englisch). Christiania.
1897. ——. Pelagic Entomostraca of the Caspian Sea. Ann. Mus. Zool. l'Acad. Imp. St. Pétersbourg.
- 1897 a. ——. The Phyllopoda of the Jana-Expedition. Ibid.
1898. ——. The Cladocera, Copepoda and Ostracoda of the Jana-Expedition. Ibid.
1910. v. SCHARFENBERG, U. Studien und Experimente über die Eibildung und den Generationszyklus von *Daphnia magna*. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 3. Biol. Suppl. Ser. 1.
1914. ——. Weitere Untersuchungen an Cladoceren über die experimentelle Beeinflussung des Geschlechts und der Dauereibildung. Ibid. Bd. 6. Biol. Suppl. H. 2.
1908. SCHAUSS, R. Beitrag zur Kenntnis der freilebenden Copepoden und Cladoceren der Umgegend von Bonn. Bonn. Verh. naturh. Ver. 64. (1907.)
1908. SCHEFFELT, E. Die Copepoden und Cladoceren des südlichen Schwarzwaldes. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. 4.
1892. SCHMEIL, O. Deutschlands freilebende Süßwassercopepoden. Theil 1, Cyclopidae. Bibl. Zool. Heft 11.
1893. ——. Teil 2, Harpacticidae. Ibid. Heft 15.
1896. ——. Teil 3, Centropagidae. Ibid. Heft 21.
1898. ——. Nachtrag. Ibid. Heft 21. Nachtrag.
1893. ——. Copepoden des Rhätikon-Gebirges. Abh. naturf. Ges. Halle. V. 19.
1912. SCHNEIDER, G. Das Plankton der westfälischen Talsperren des Sauerlandes. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. VIII.
1893. SCOTT, T. On some new or rare Crustacea from Scotland. Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. 12.
1899. ——. Report on the Marine and Freshwater Crustacea from Franz-Josef Land, coll. by Mr. William S. Bruce, of the Jackson-Harmsworth Expedition. Journ. Linn. Soc. Zoology. Vol. 27. London 1899—1900.

1897. SCOURFIELD, D. J. Contributions to the non-marine fauna of Spitzbergen. Pt. I. Preliminary notes and reports on the Rhizopoda, Tardigrada, Entomostraca, etc. Proc. Zool. Soc. London.
- 1897 a. ——. Verzeichnis der Entomostraken von Plön. Forsch.-Ber. Biol. Stat. Plön. Bd. 5.
1902. ——. The ephippia of the Lynceid Entomostraca. Journ. Quek. Micr. Club. Vol. 8.
1900. SELIGO, A. Untersuchungen in den Stuhmer Seen. Leipzig.
1904. SKORIKOW, A. S. Beitrag zur Planktonfauna arktischer Seen. Zool. Anz. Bd. 27.
1859. SMITT, F. A. Sur les éphippies des Daphnies. Nova Acta Reg. Soc. Sc. Upsal. Ser. 3. Vol. 3.
1911. STEINER, G. Biologische Studien an Seen der Faulhornkette im Berner Oberlande. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 4. Biol. Suppl. Ser. 2.
1895. STENROOS, K. E. Die Cladoceren der Umgebung von Helsingfors. Acta Soc. Fauna Flora Fenn. Bd. 11. Nr. 2.
1898. ——. Das Thierleben im Numijärvi-See. Eine faunistisch-biologische Studie. Ibid. Bd. 17. Nr. 1.
1913. STEPHENSEN, K. Grönlands Krebsdyr och Pycnogonider (Conspectus Crustaceorum et Pycnogonidorum Grœnlandiæ). Medd. Grønland. XXII. København.
1895. STINGELIN, TH. Die Cladoceren der Umgebung von Basel. Revue Suisse de Zool. Bd. III. Genf.
1897. ——. Ueber jahreszeitliche, individuelle und locale Variation bei Crustaceen, nebst einigen Bemerkungen über die Fortpflanzung bei Daphniden und Lynceiden. Forschungsber. Biol. Stat. Plön. Jahrg. 5.
1905. ——. Unseres heutiges Wissen über die Systematik und die geographische Verbreitung der Cladoceren. C. R. 6 Congrès Internat. Zool.
1907. STROHL, J. Die Biologie von Polyphemus pediculus und die Generationszyklen der Cladoceren. Zool. Anz. Bd. 32.
1908. ——. Polyphemusbiologie, Cladocereiereier und Kernplasmarelation. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 1.
1886. TESSIN, G. Rotatorien der Umgegend von Rostock. Arch. Freunde Naturgesch. Mecklenburg. Bd. 43. Güstrow.
1903. THALLWITZ, A. Cladoceren, Ostracoden und Copepoden aus der Umgebung von Dresden. Abh. d. naturw. Ges. Isis. Dresden.
1903. TIMM, R. Copepoden. Hamburg. Elb-Untersuchung. VI. Mitt. Nat. Mus. Hamburg. XX. Jahrg.
1911. TOLLINGER, M. A. Die geographische Verbreitung der Diaptomiden und anderer Süß- und Brackwasser-Gattungen aus der Familie der Centropagiden. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 30.
1897. VANHÖFFEN, E. Die Fauna und Flora Grönlands. Grönl.-Exp. Ges. Erdk. Berlin 1891—93, unter Leitung von E. v. Drygalski. Bd. 5. 2.
1902. VOIGT, M. Die Rotatorien und Gastrotrichen der Umgebung von Plön. (Vorläufige Mitteilung und Diagnosen einiger Nova.) Zool. Anz. Bd. 25.
1904. ——. Die Rotatorien und Gastrotrichen der Umgebung von Plön. Forschungsber. Biol. Stat. Plön. Bd. XI.
1912. VOLLMER, C. Zur Entwicklung der Cladoceren aus dem Dauerei. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 102.
1886. VOSSELER, J. Die freilebenden Copepoden Württembergs und angrenzender Gegenden. Diss. Stuttgart.
1898. WEBER, E. F. Faune rotatorienne du bassin du Léman. Revue suisse zool. Vol. 5.
1906. ——. Rotateurs (Voyage du Dr. Walter Volz). Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 24.



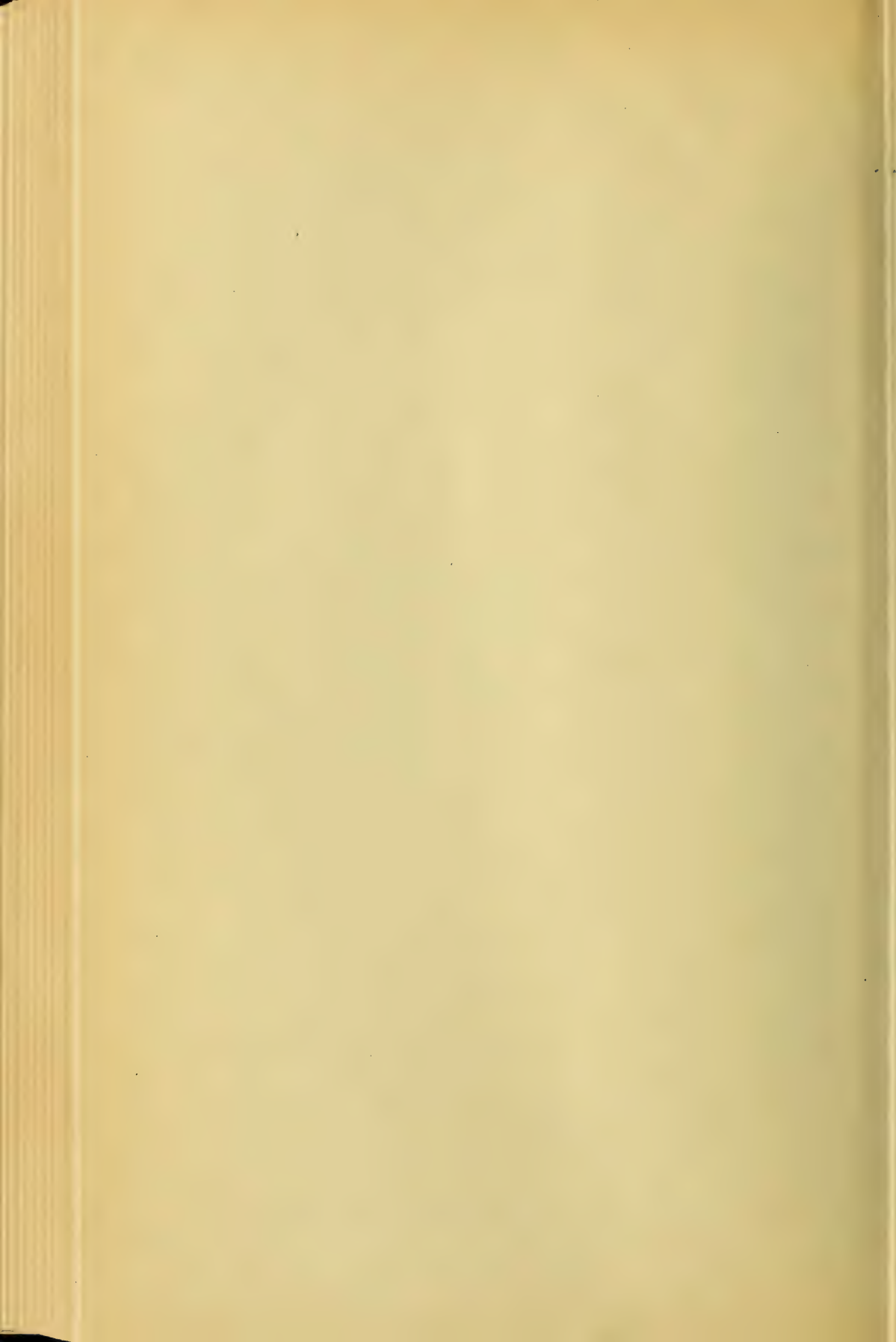
1910. WEIGOLD, H. Biologische Studien an Lyncodaphniden und Chydoriden. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 3. Biol. Suppl. Ser. 1.
1877. WEISMANN, A. Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. II. Die Eibildung bei den Daphnoiden. III. Die Abhängigkeit der Embryonalentwicklung vom Fruchtwasser der Mutter. IV. Über den Einfluss der Begattung auf die Erzeugung von Wintereiern. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 28.
1879. —. VI. Samenbildung und Begattung bei den Daphnoiden. VII. Die Entstehung der cyclischen Fortpflanzung bei den Daphnoiden. Ibid. Bd. 33.
1894. WESENBERG-LUND, C. Grønlands Ferskvandsentomotraca. 1. Phyllopoda branchiopoda et cladocera. Vidensk. Medd. naturh. Foren. Kjøbenhavn.
1899. —. Danmarks Rotifera. I. Grundtrækkene i Rotiferernes Økologi, Morfologi og Systematik. Ibid.
1900. —. Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem specifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Centralbl. Bd. 20.
1902. —. Sur l'existence d'une faune relicte dans le lac de Furesø. Overs. K. Danske Vid.-Selsk. Forhandl.
1904. —. Studier over de danske Søers Plankton. Danske Ferskvands-Biol. Lab. Op. 5. Kjøbenhavn.
1906. —. Om Kvartärgeologernes Stilling til Begrepet Biologisk Variation. Medd. Dansk geol. Foren. V. 12.
1908. —. Plankton investigations of the Danish lakes. General Part. The Baltic fresh-water plankton, its origin and variation. I. Text. II. Appendix with 40 Tables. Danish Freshwater Biological Laboratory: Op. 5. Copenhagen.
1904. WESTMAN, J. Observations météorologiques faites en 1899 et en 1900 à la baie de Treurenberg, Spitzberg. Miss. Scient. p.l. mes. d'un arc de méridien au Spitzberg. Miss. suéd. T. 2. Sect. 8. A. Sthlm.
- 1904 a. —. Observations météorologiques faites dans la mer du Spitzberg pendant les étés 1882 et 1896. Ibid. T. 2. Sect. 8. BV.
1905. —. Observations météorologiques faites à la station de montagne à la baie de Treurenberg, Spitzberg. Ibid. T. 2. Sect. 8. BIII.
1891. WIERZEJSKI, A. List des Rotifères observés en Galicie. Bull. Soc. Zool. France. An. 16.
1893. — und ZACHARIAS, O. Neue Rotatorien des Süßwassers. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 56.
1908. WITHNEY. Desiccation of Rotifers. Americ. Naturalist.
1903. WOLF, E. Dauereier und Ruhezustände bei Copepoden. Zool. Anz. Bd. 27.
1904. —. Beiträge zur Biologie der Süßwasser-Copepoden. Verh. D. Zool. Ges. 14. Jahresvers. Leipzig.
1905. —. Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer heimischen Copepoden. Zool. Jahrb. Abt. Syst. Bd. 22.
1904. WOLFF, M. Studien über Cuticulargenese- und Struktur und ihre Beziehungen zur Physiologie der Matrix. 1. Das Ephippium von Daphnia pulex. Biol. Zentralbl. Bd. 24.
1905. —. Das Ephippium von Daphnia pulex. Forschungsber. Biol. Stat. Plön. Bd. 12.
1906. WOLTERECK, R. Mitteilungen aus der Biologischen Station in Lunz (N. Ö.). Biol. Centralbl. Bd. 26.
1911. —. Ueber Veränderung der Sexualität bei Daphniden. Experimentelle Untersuchungen über die Ursachen der Geschlechtsbestimmung. Intern. Revue Hydrobiologie. Bd. 4.

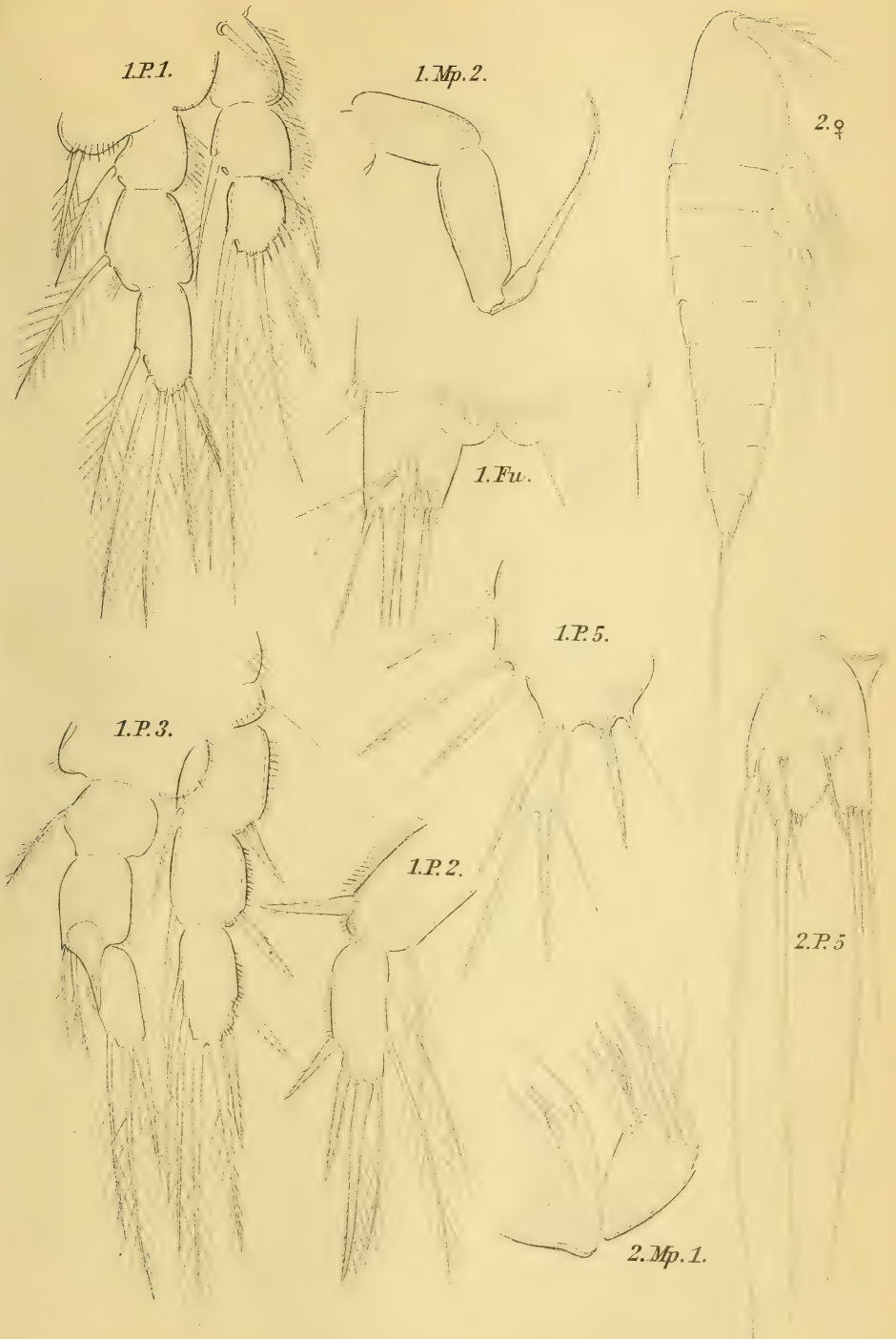
- 1911 a. WOLTERECK, R. Beitrag zur Analyse der »Vererbung erworbener Eigenschaften«; Transmutation und Präinduktion bei *Daphnia*. Verh. D. Zool. Ges. Leipzig. 20—21 (1910—1911).
1913. ——. Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sogen. »Schwebefortsätze« pelagischer Cladoceren. Zoologica. H. 67.
1887. ZACHARIAS, O. Zur Kenntnis der pelagischen und littoralen Fauna norddeutscher Seen. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 45. 2.
1895. ——. Fortsetzung der Beobachtungen über die Periodicität der Planktonorganismen. Forschungsber. Biol. Stat. Plön. Theil 3.
1898. ——. Untersuchungen über das Plankton der Teichgewässer. Ibid. T. 6.
1903. ——. Zur Kenntnis der niederen Flora und Fauna holsteinischer Moorsümpfe. Ibid. T. 10.
1892. ZSCHOKKE, F. Die Fortpflanzungsthätigkeit der Cladoceren der Hochgebirgsseen. Festschr. Leuckart. Leipzig.
1900. ——. Die Thierwelt in den Hochgebirgsseen. N. Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. Bd. 37.
1901. ——. Die Tierwelt der Schweiz in ihren Beziehungen zur Eiszeit. Basel.
1906. ——. Die Tiefenfauna des Vierwaldstätter-Sees. Verh. schweiz. Natf. Ges. Bd. 88. Luzern.
- 1906 a. ——. Uebersicht über die Tiefenfauna des Vierwaldstättersees. Arch. Hydrobiol. u. Planktonkunde. Bd. 2.
1908. ——. Beziehungen zwischen der Tiefenfauna subalpiner Seen und der Tierwelt von Kleingewässern des Hochgebirges. Int. Revue Hydrobiologie. Bd. 1.
- 1908 a. ——. Die Resultate der zoologischen Erforschung hochalpiner Wasserbecken seit dem Jahre 1900. Ibid. Bd. 1.
- 1908 b. ——. Die Beziehungen der mitteleuropäischen Tierwelt zur Eiszeit. Verh. D. zool. Ges. Bd. 18.
1909. ——. Die postglazialen Einwanderungen der Tierwelt in die Schweiz. Verh. schweiz. Natf. Ges. Aarau.
1912. ——. Die tierbiologische Bedeutung der Eiszeit. Fortschr. naturw. Forschg. Berlin. Bd. 4.
1903. ZYKOFF, W. Bemerkungen über das Plankton der Altwässer des oberen Jenissees. Zool. Anz. Bd. 26.
1905. ——. Zur Crustaceenfauna der Insel Kolgudjew. Ibid. Bd. 28.



1. Ectinosoma major n. sp. ♀. 2. Ectinosoma arcticum n. sp. ♀.



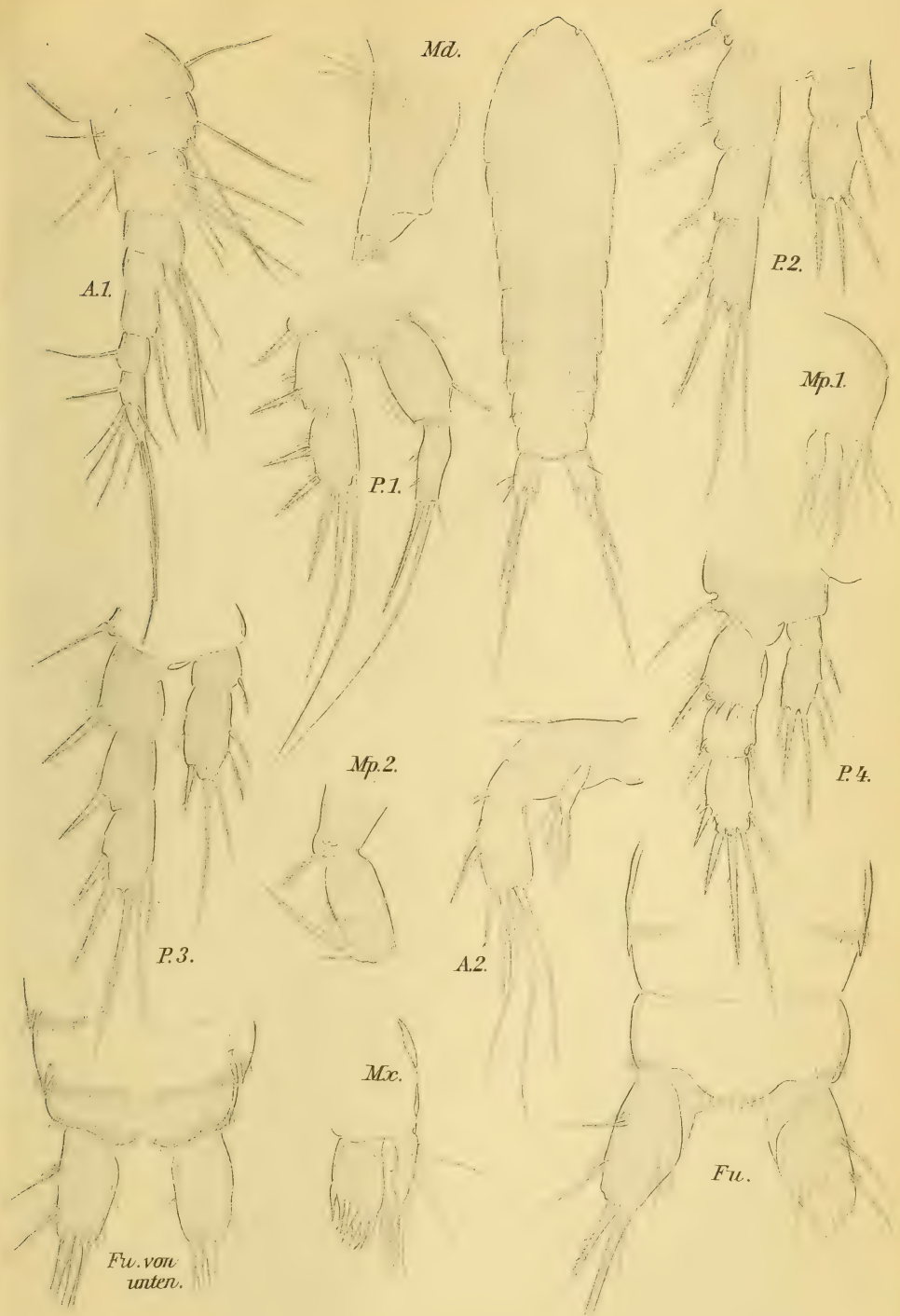




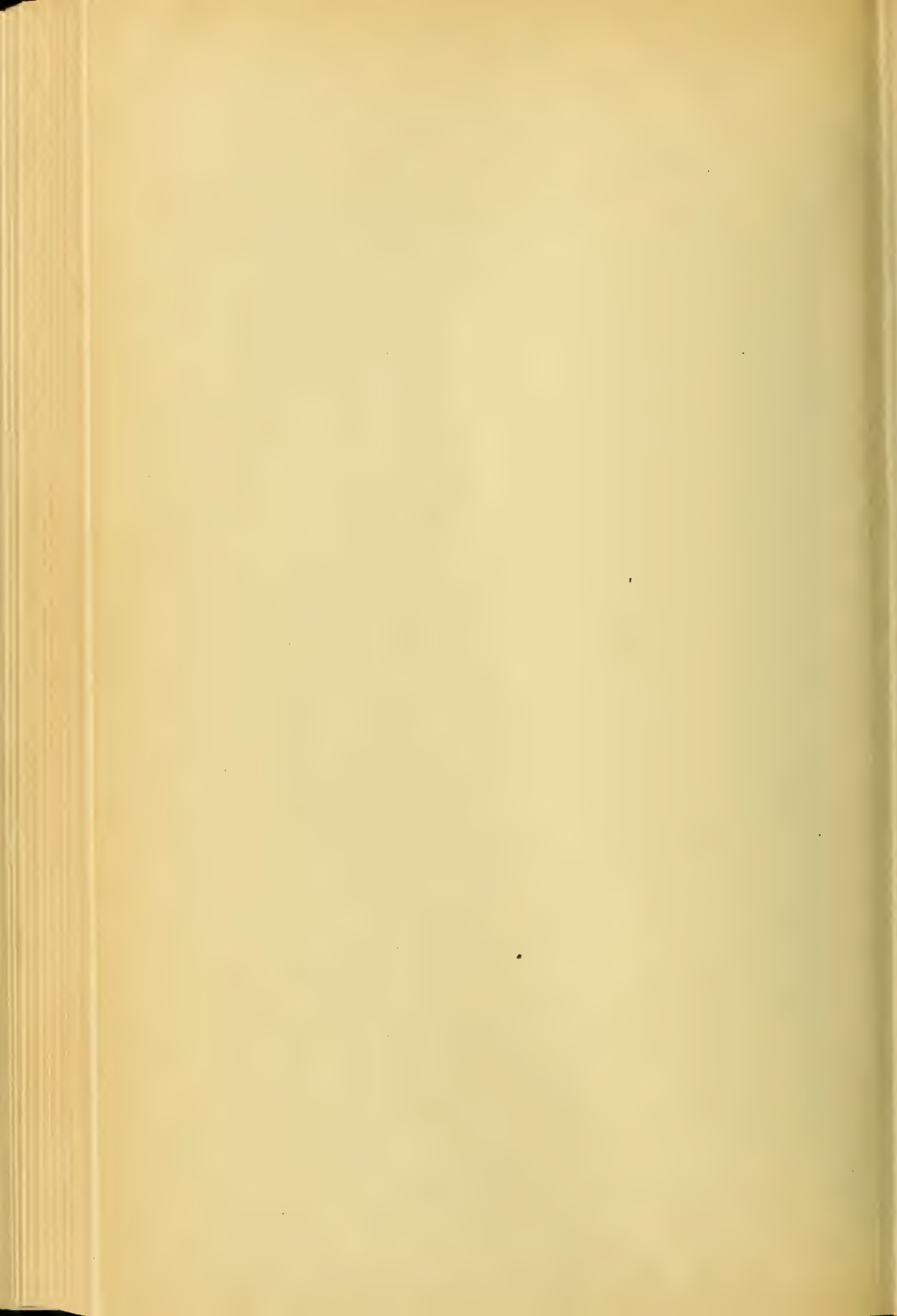
1. *Tachidius arcticus* n. sp. ♂. 2. *Microsetella norvegica* (Boeck).

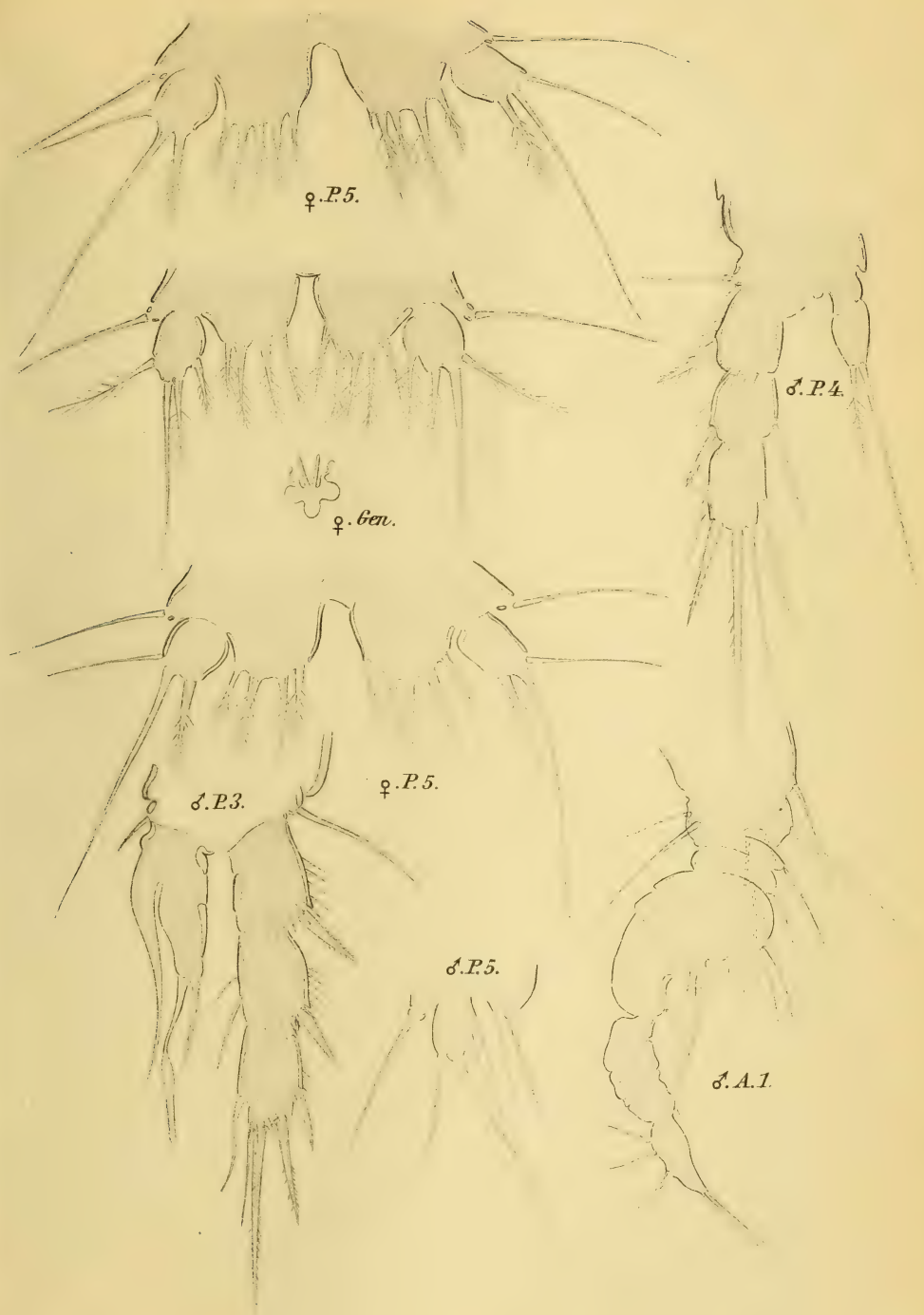






*Marænobiotus brucei* (Richard). ♀.

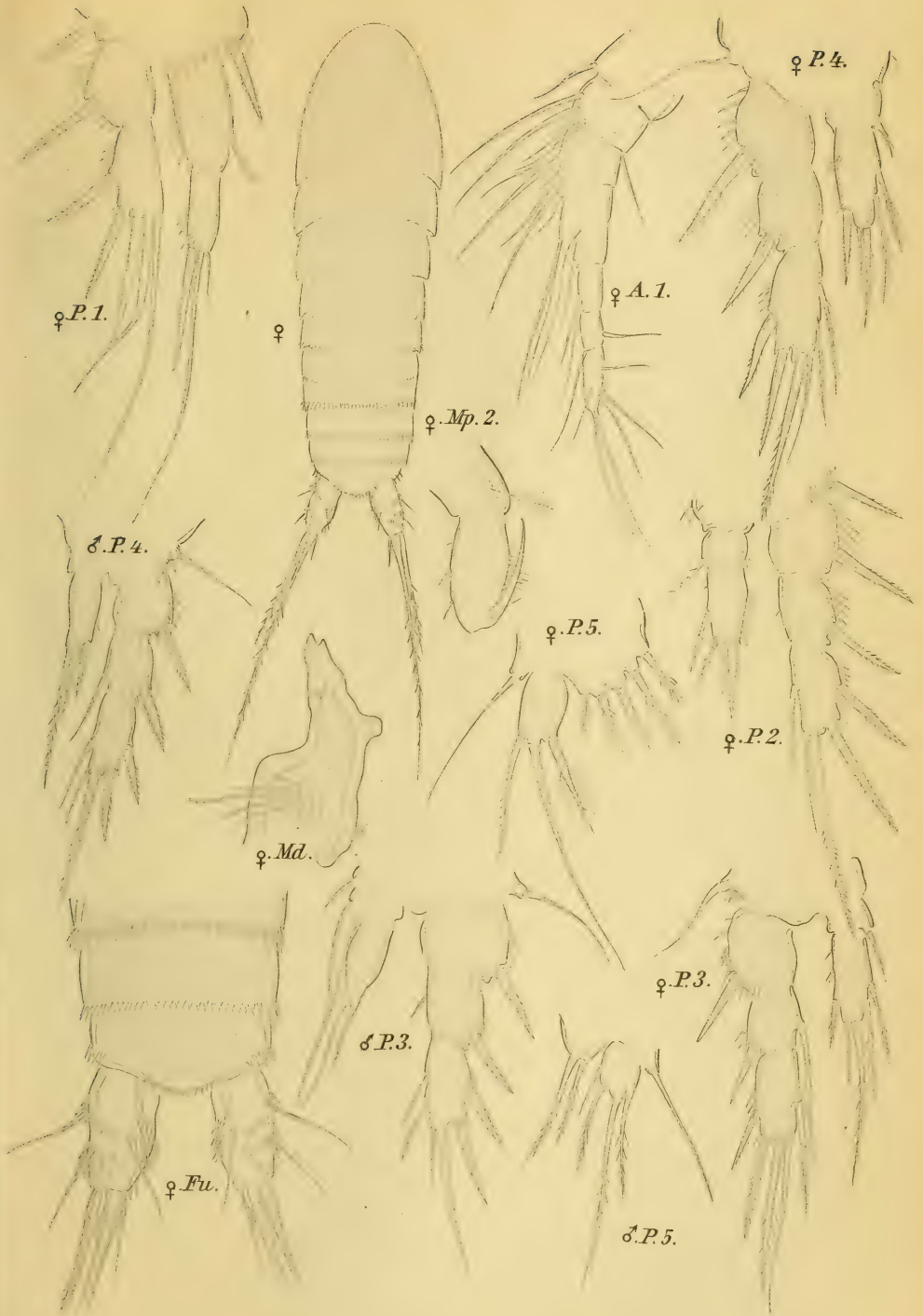




*Marænobiotus brucei* (Richard). ♀ Forts., ♂.



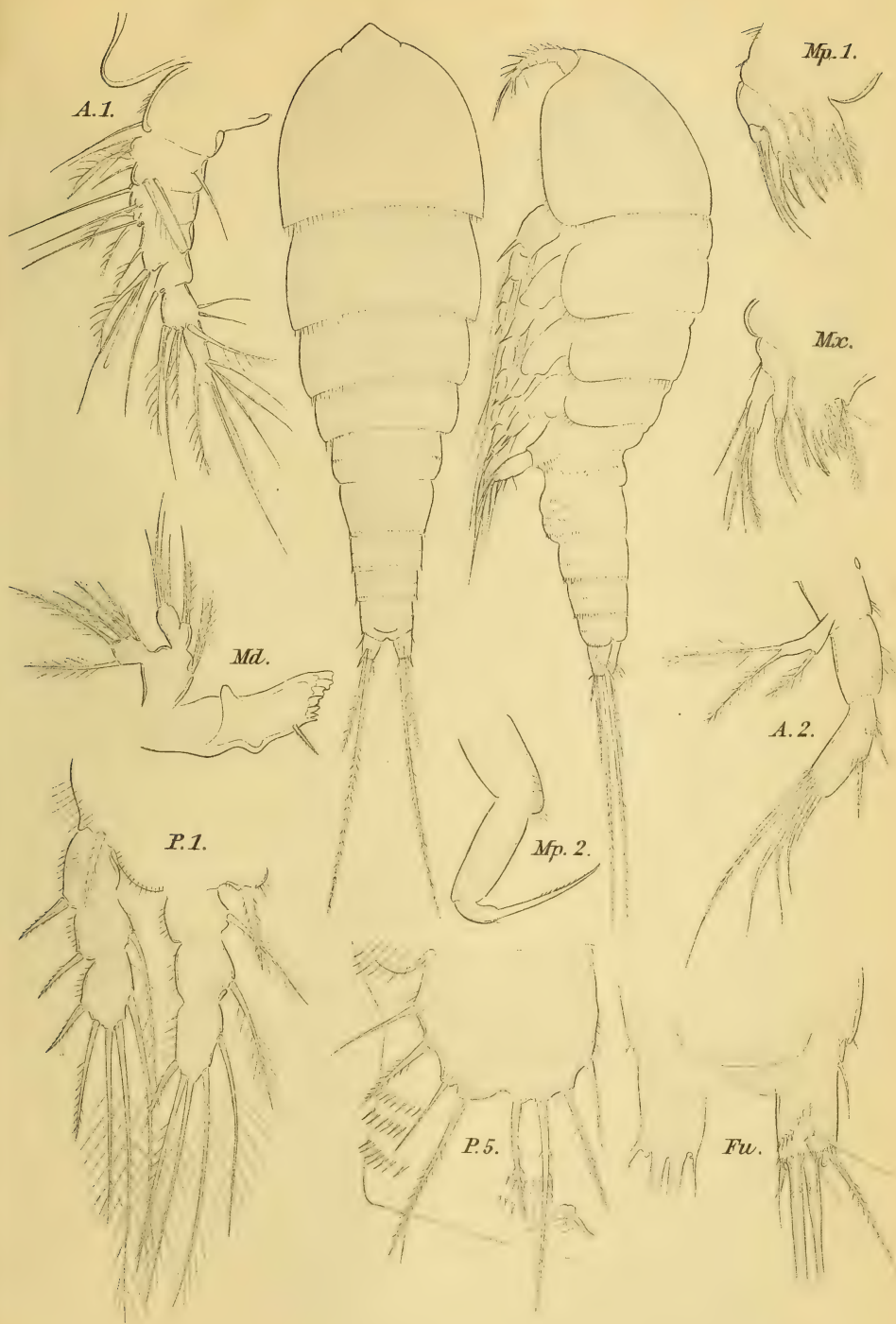




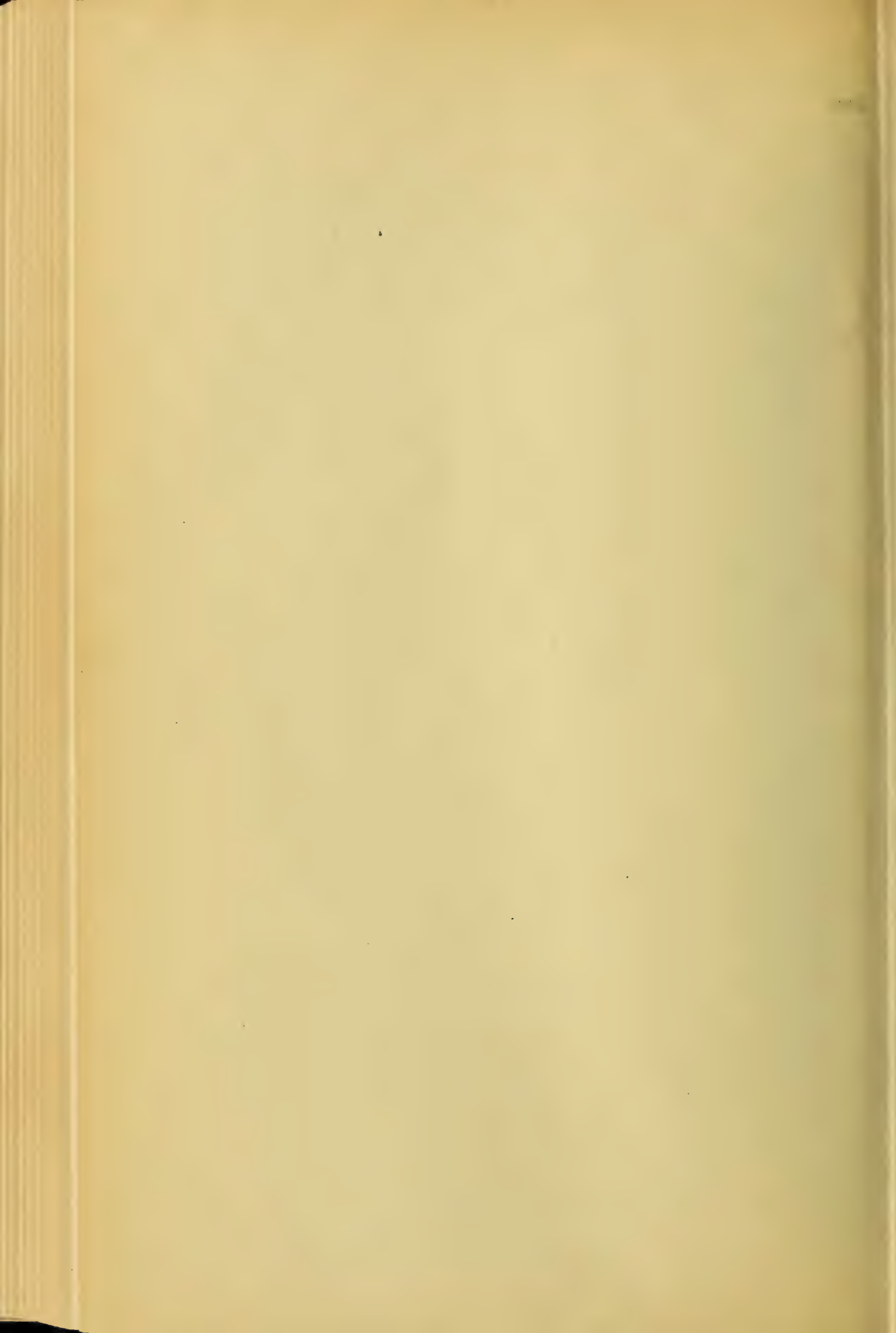
*Marænobiotus insignipes* (Liljeborg). ♀, ♂.

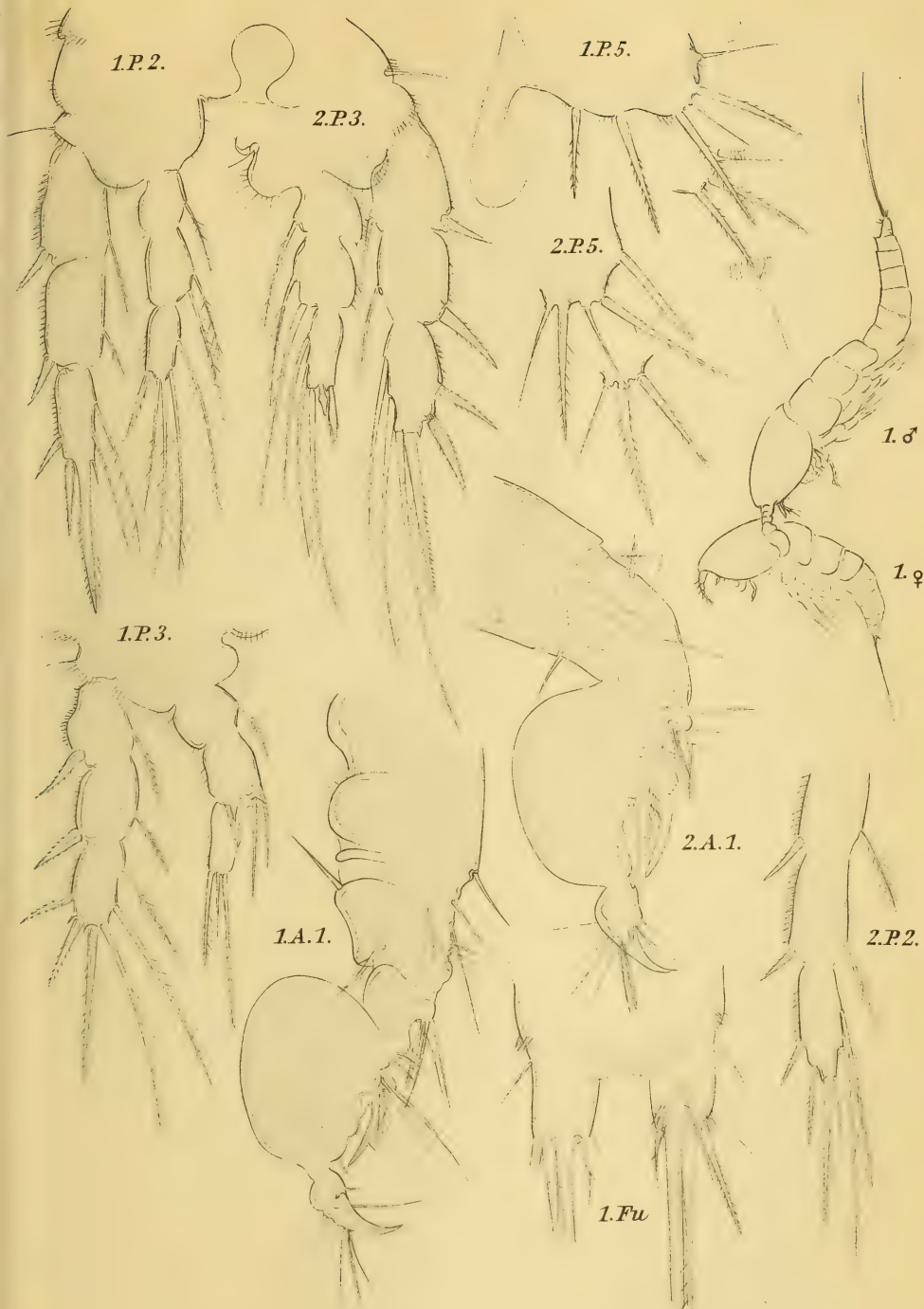






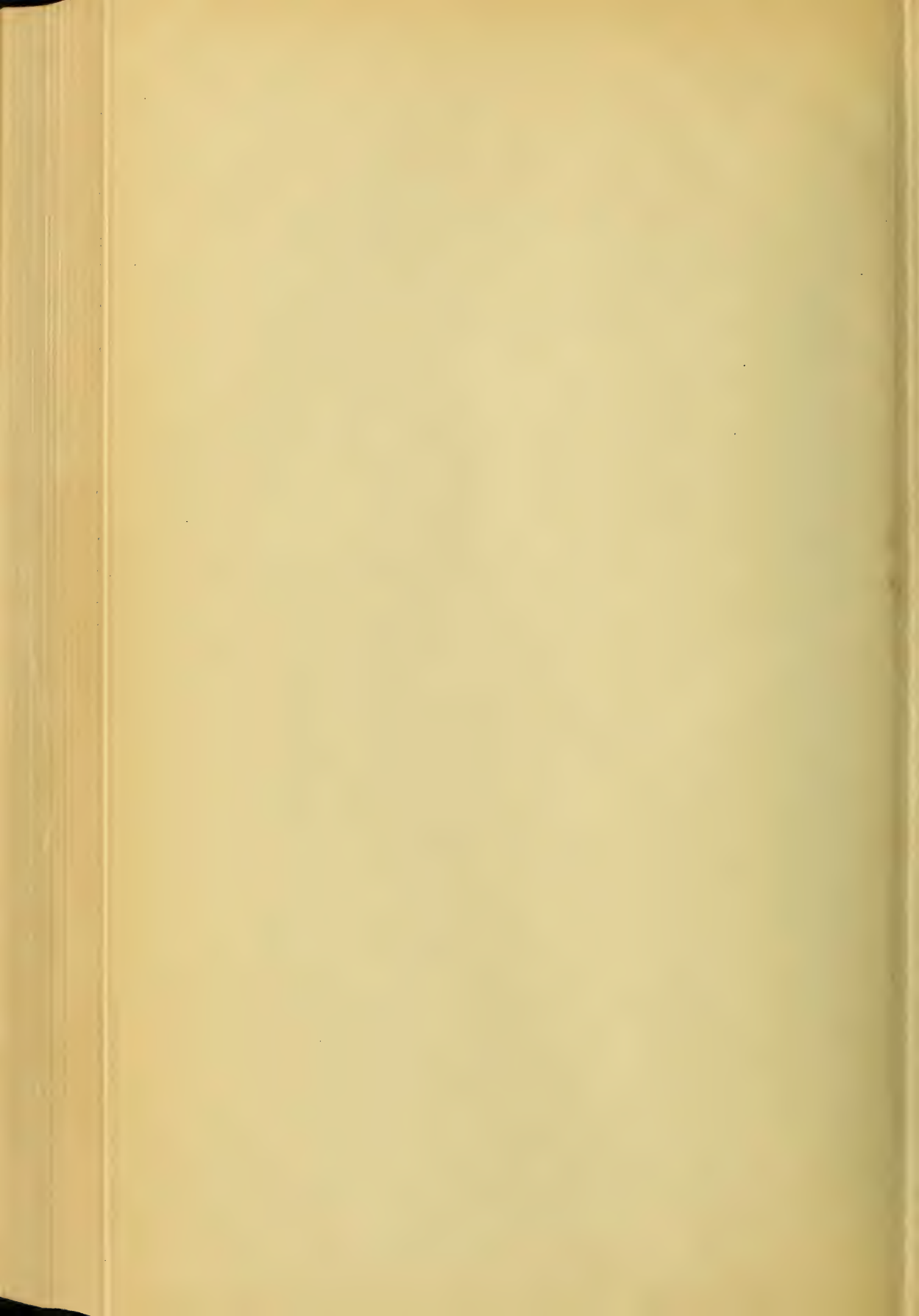
*Tachidius spitzbergensis* n. sp. ♀.

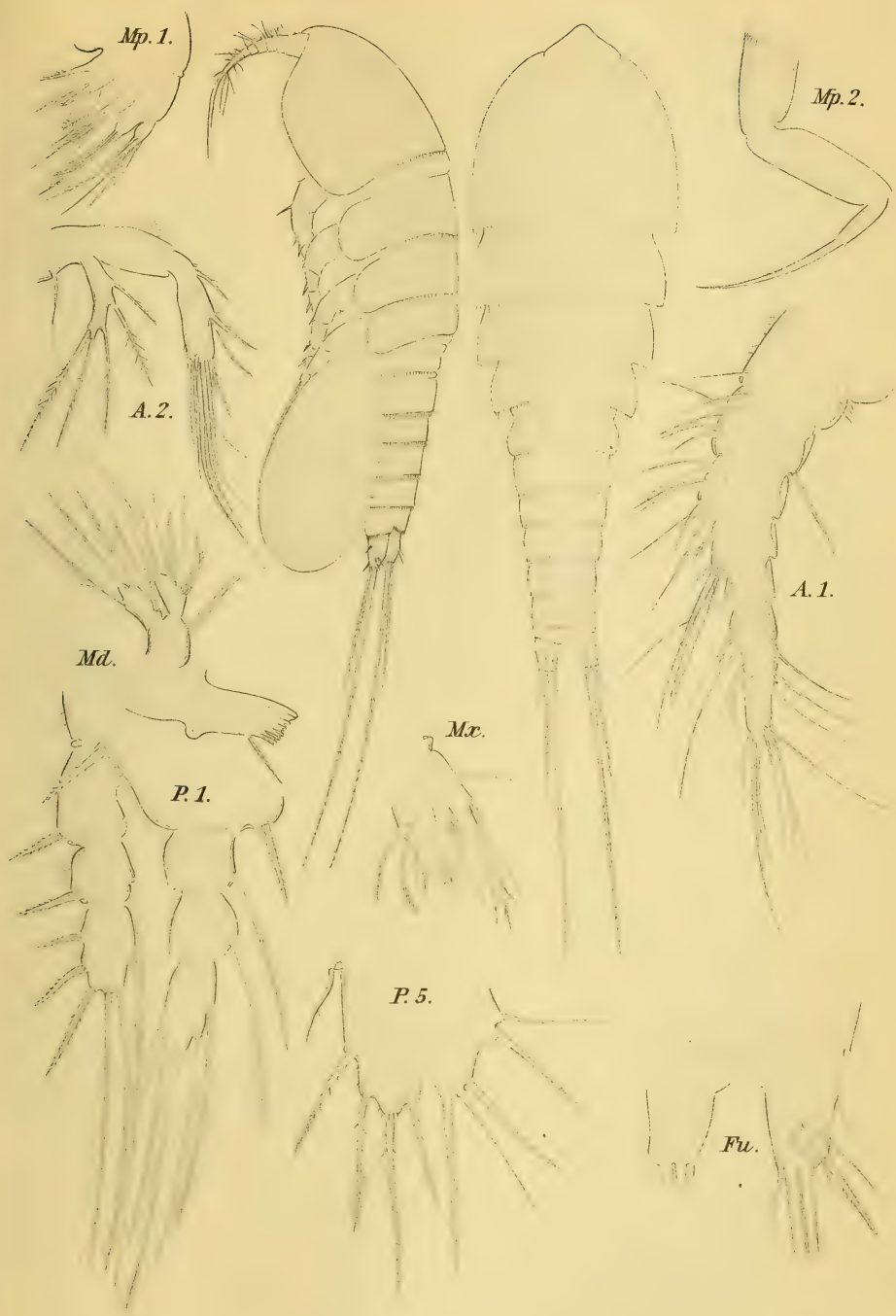




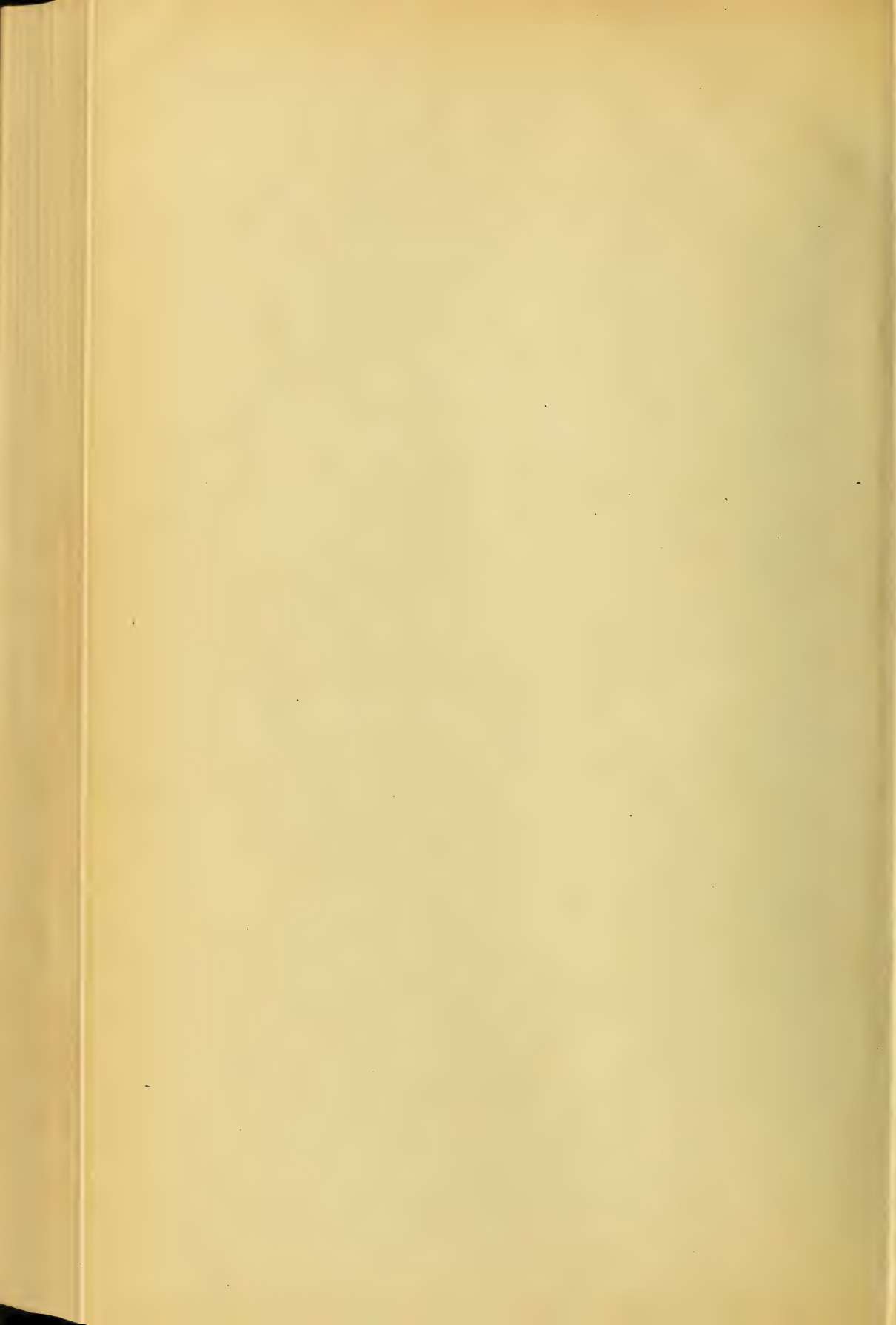
1. Tachidius spitzbergensis n. sp. ♂. 2. Tachidius longicornis n. sp. ♂.



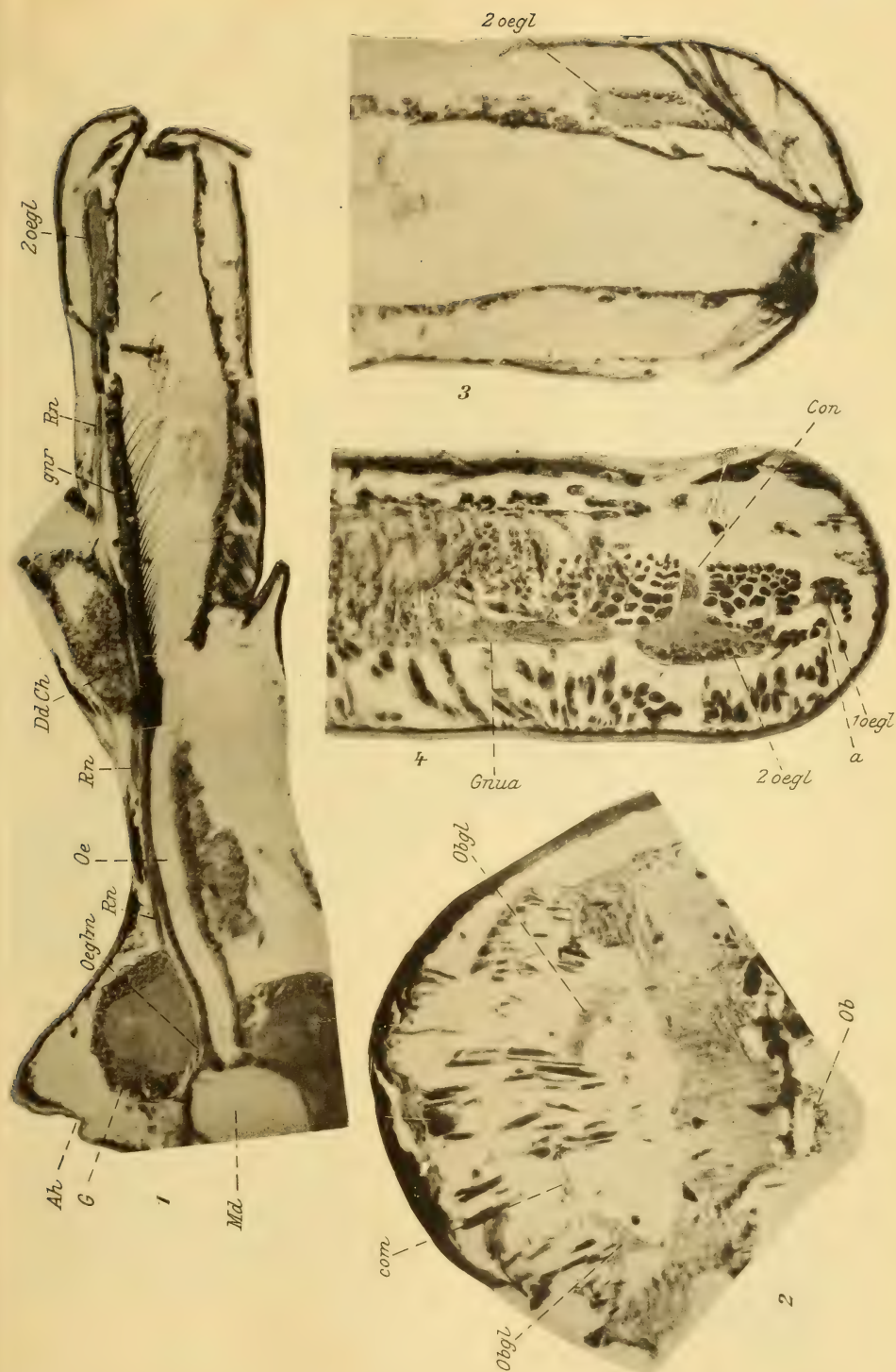




Tachidius longicornis n. sp. ♀.

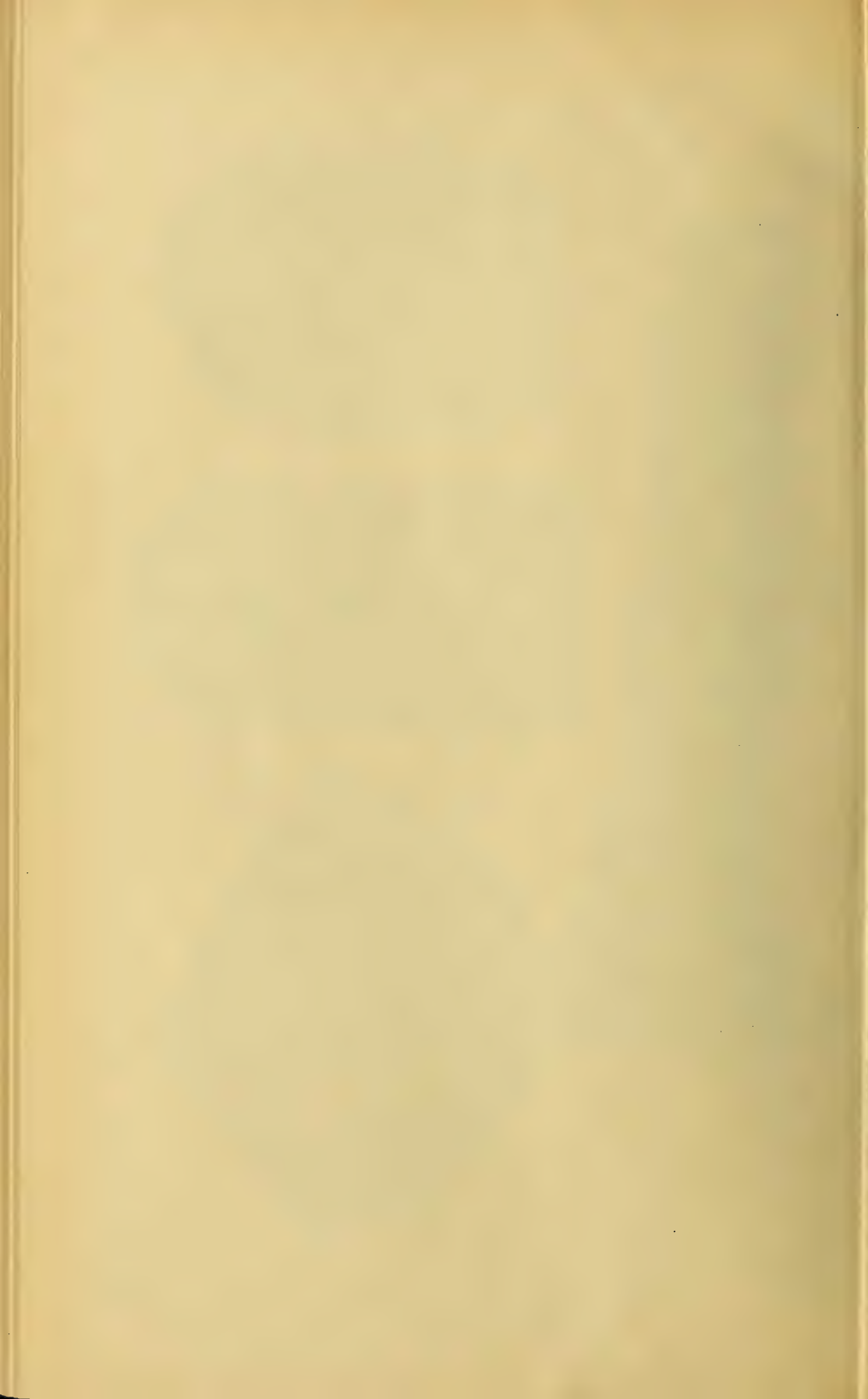


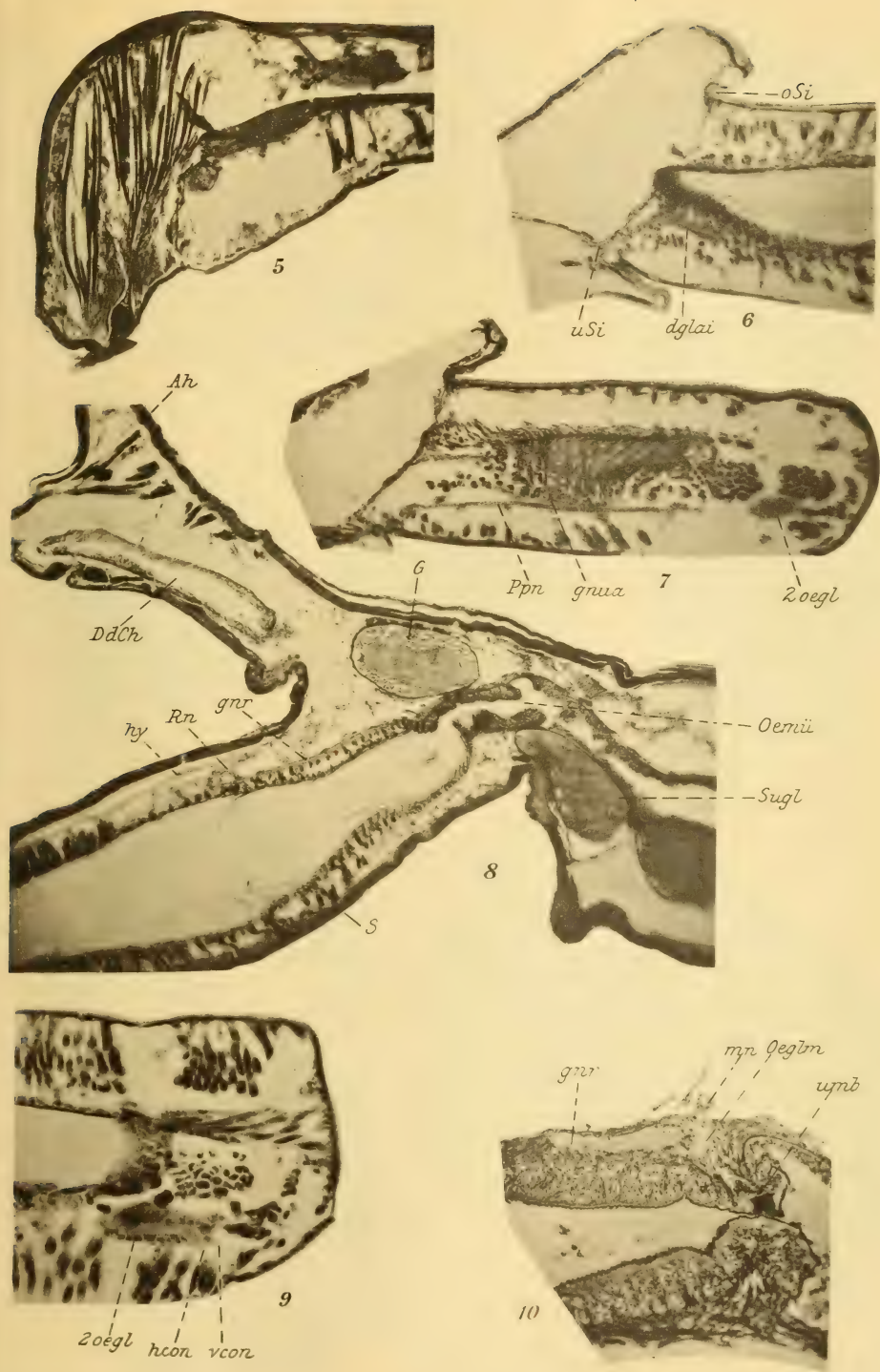




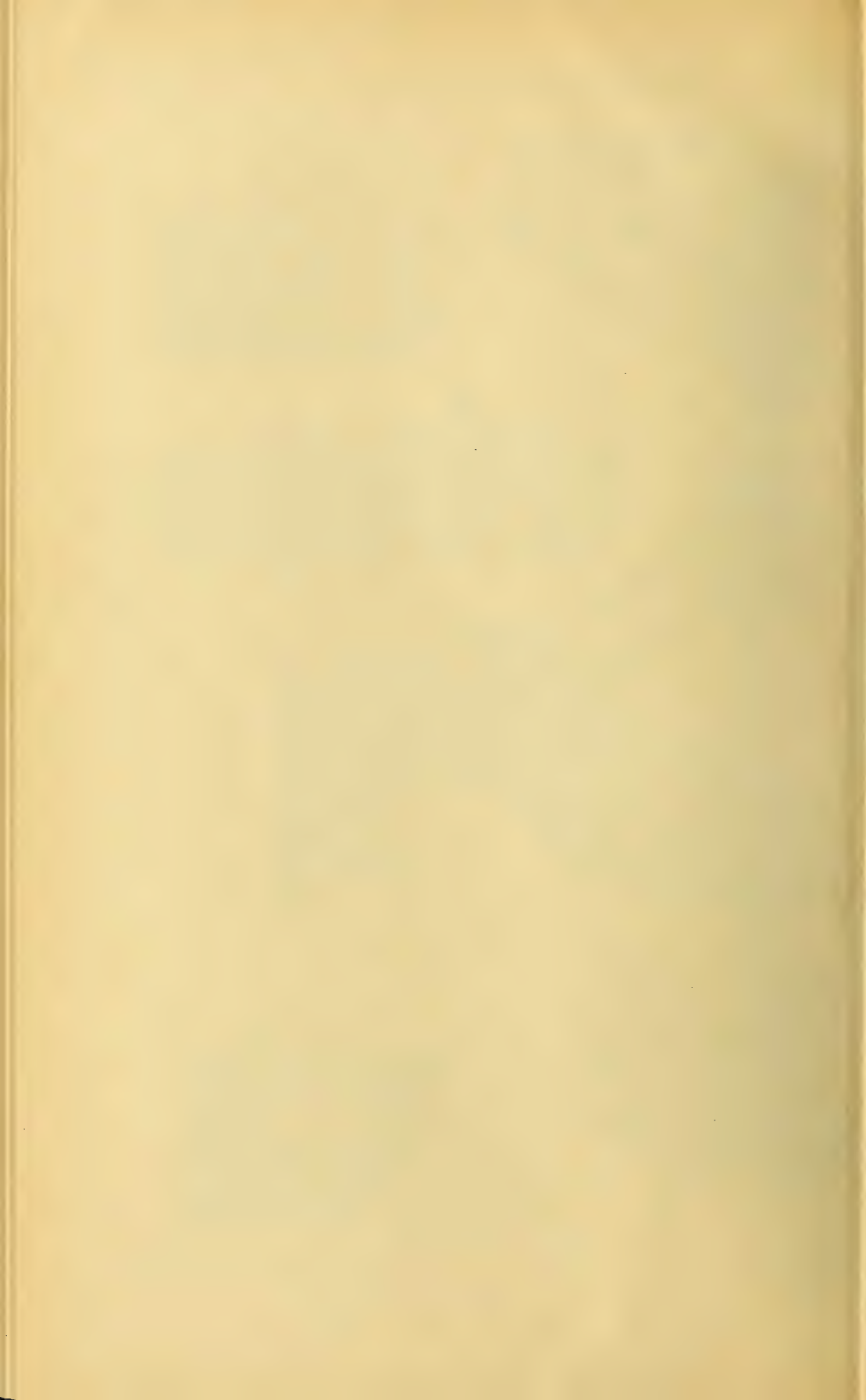
Gerda Jungberg und Einar Wirén phot.

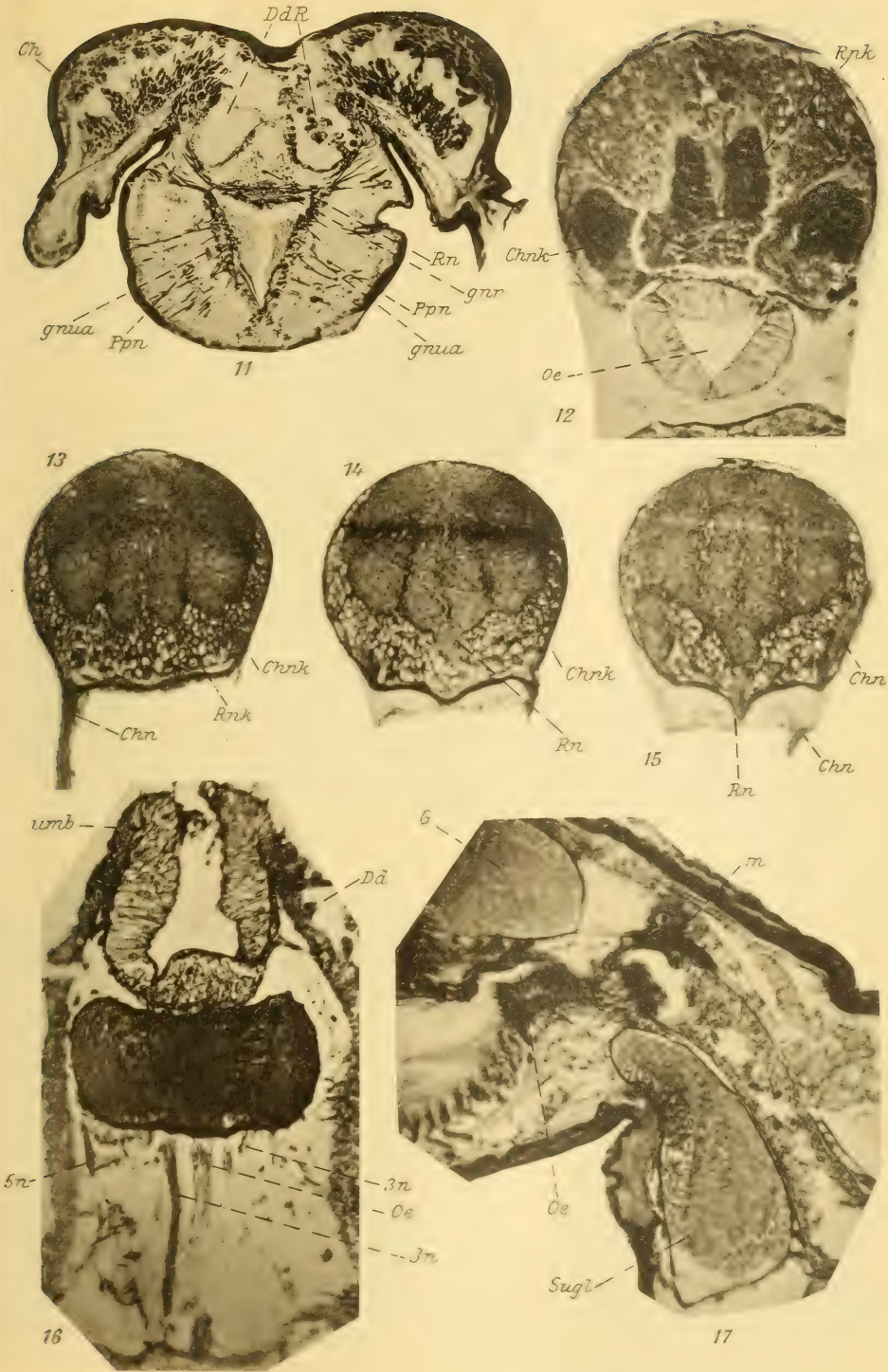
Ljustr. A. B. Lagreljus & Westphal. Stockholm





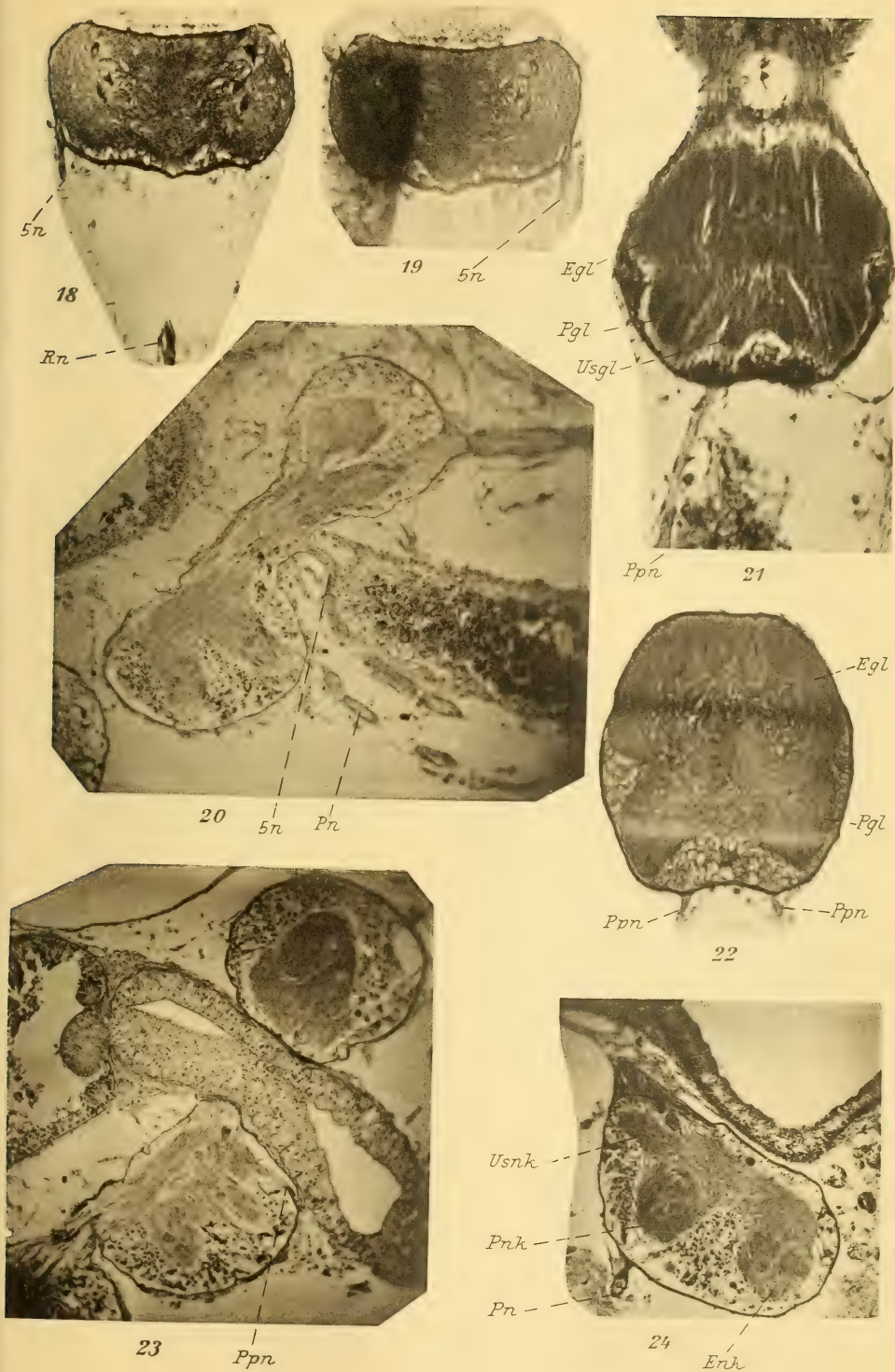






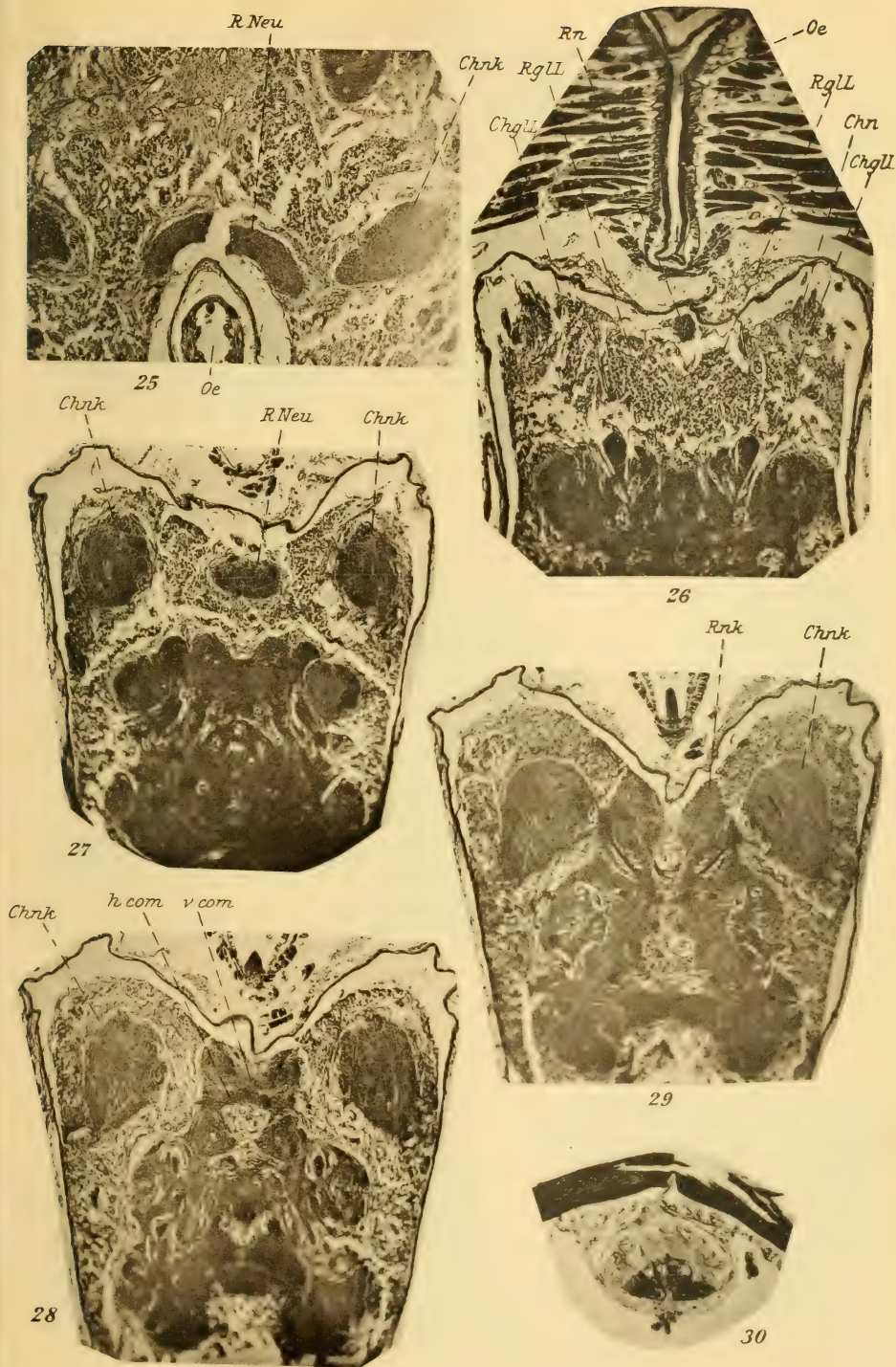






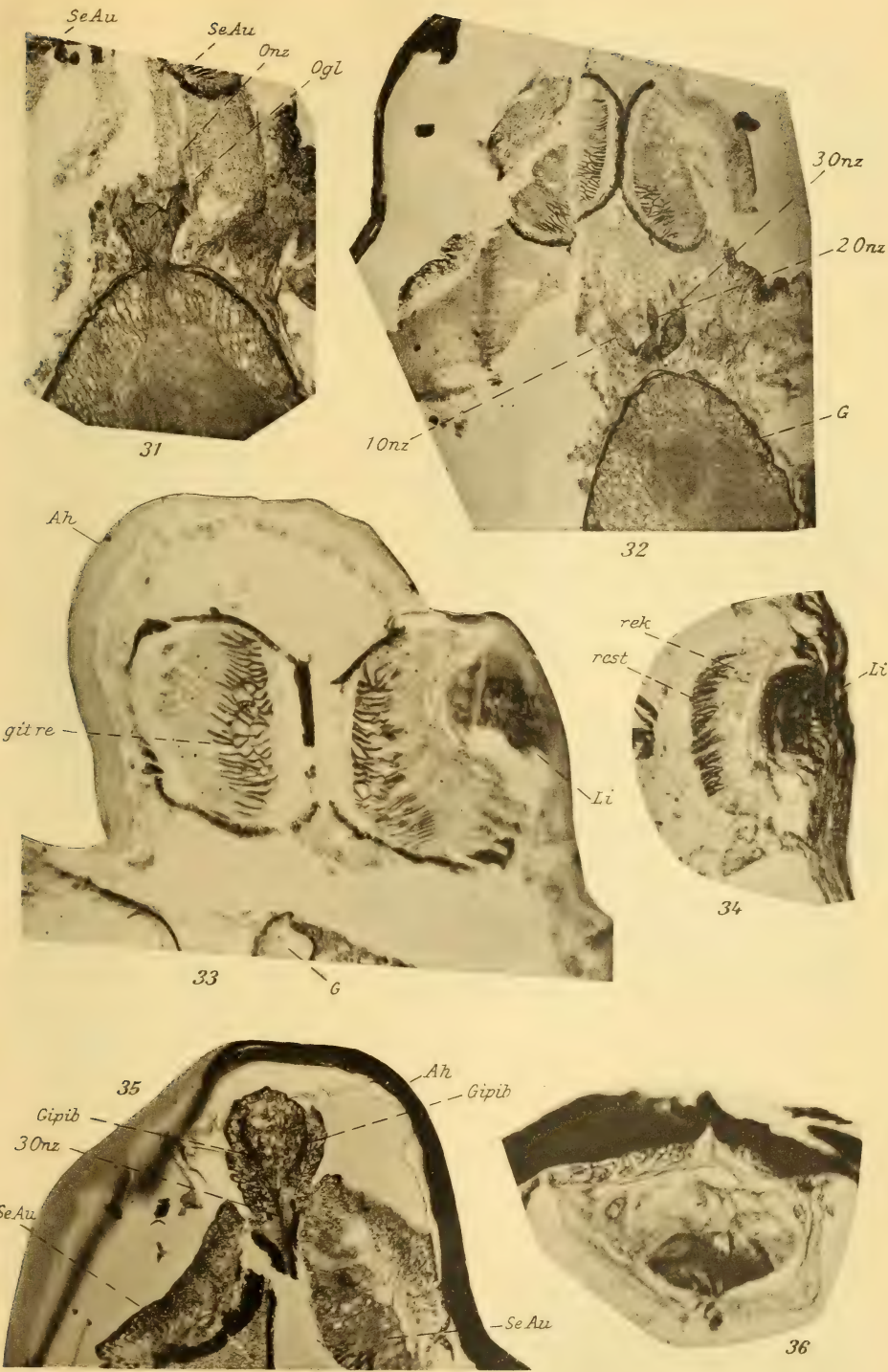










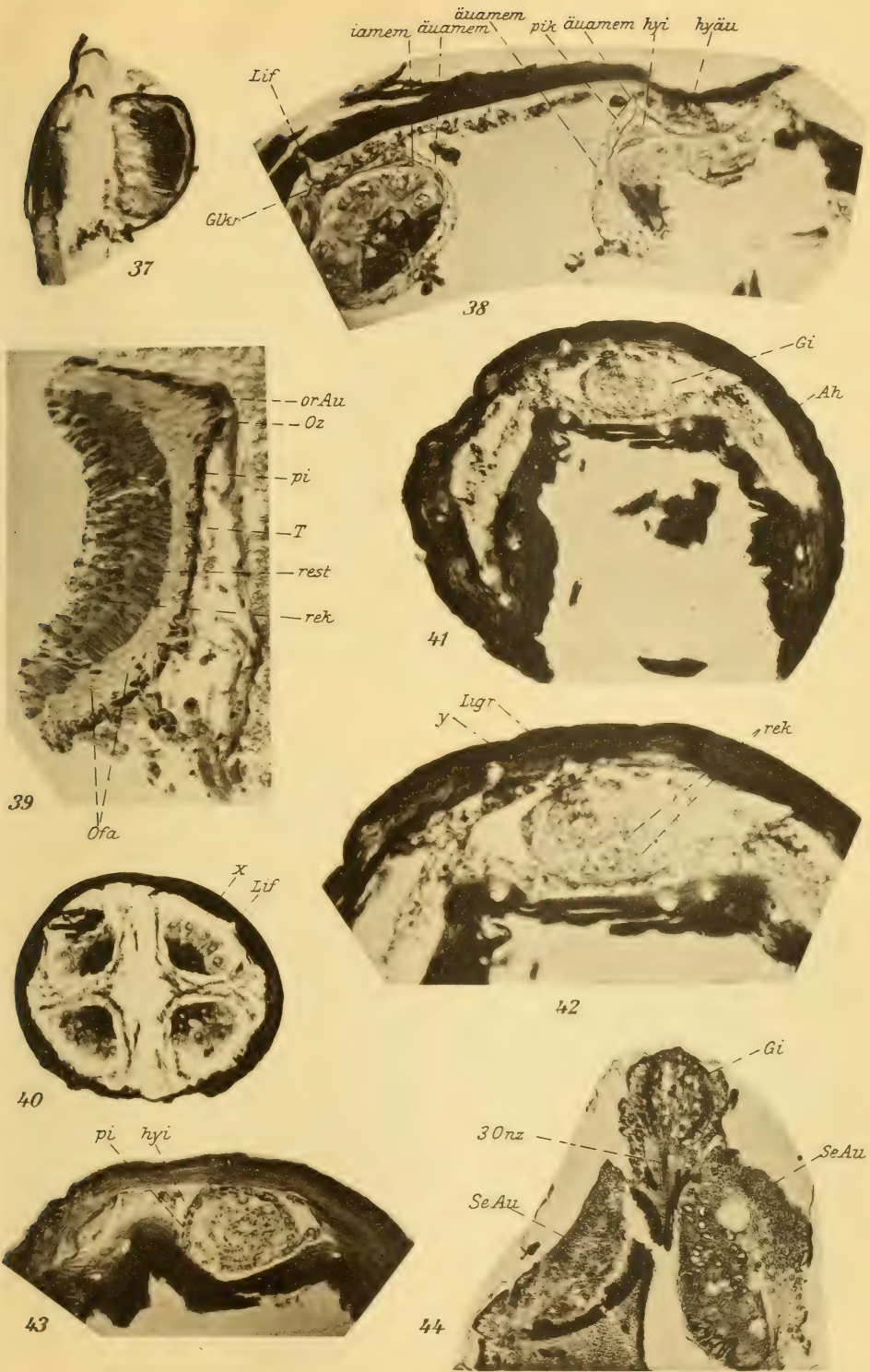


Gerda Jungberg und Einar Wirén phot.

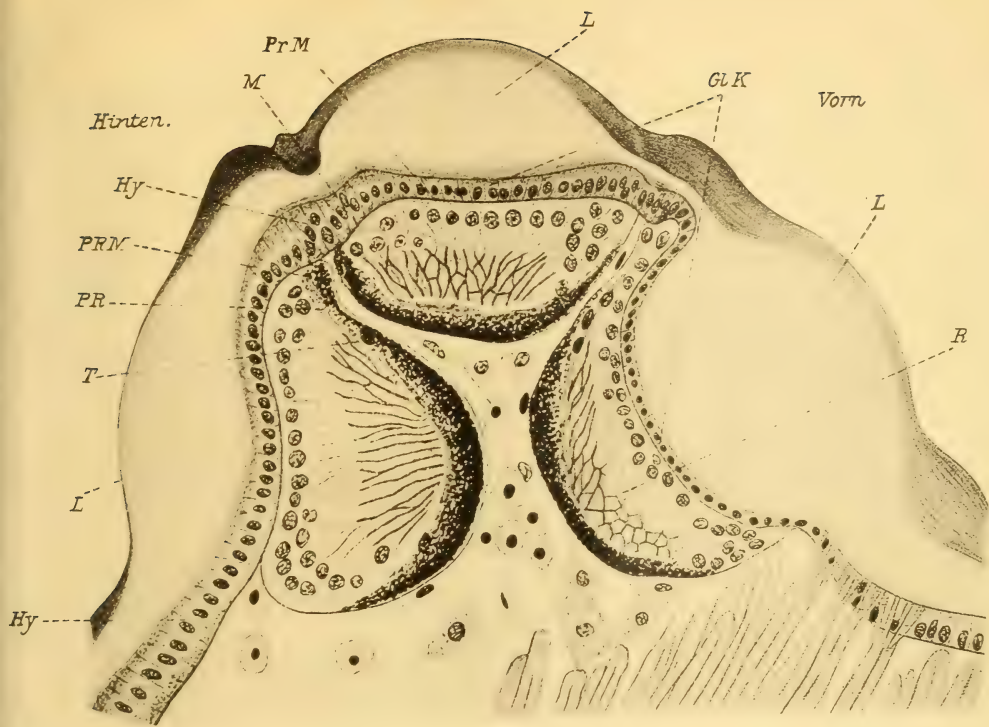
Ljustr. A. B. Lagrelins & Westphal Stockholm



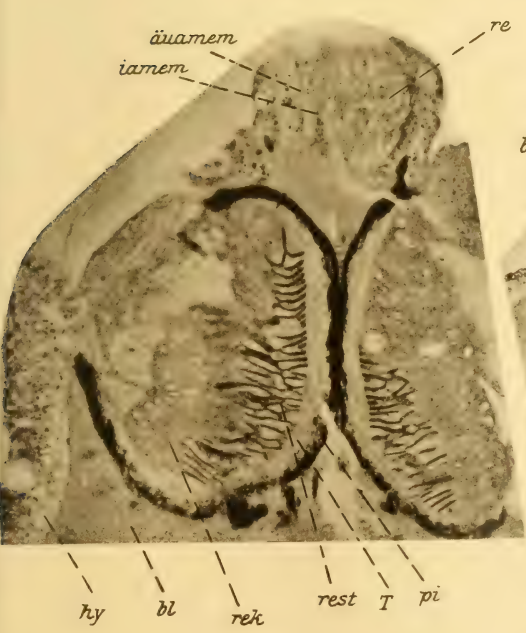




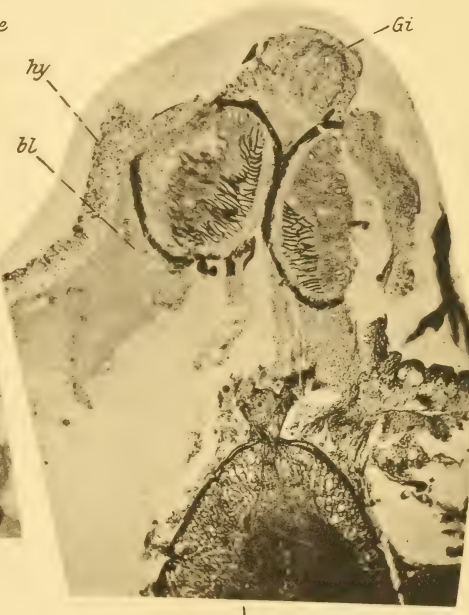




45



46



G

47







## INNEHÅLL.

(Inhalt.)

---

	Sid.
OSSIAN OLOFSSON: Beitrag zur Kenntniss der Harpacticiden-Familien Ectinosomidæ, Canthocamptidæ (Gen. Marænobiotus) und Tachidiidæ nebst Beschreibungen einiger neuen und wenig bekannten, arktischen Brackwasser- und Süßwasser-Arten. Taf. I—VIII. . . . .	1
EINAR WIRÉN: Zur Morphologie und Phylogenie der Pantopoden. Taf. IX—XVI.	41
OSSIAN OLOFSSON: Studien über die Süßwasserfauna Spitzbergens. Beitrag zur Systematik, Biologie und Tiergeographie der Crustaceen und Rotatorien	183

---

*Pris 18 Kronor.*

---

















SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01316 5543